Zur funktionellen Anatomie der Papillarleisten und ihrer Muster bei *Tarsius bancanus borneanus* Horsfield, 1821

Von C. Niemitz

Anatomisches Institut der Georg-August-Universität, Göttingen

Eingang des Ms. 21. 3. 1977

Vorbemerkung

Über die Hautleistungsstrukturen der Gattung *Tarsius* Storr, 1780 liegen bisher nur wenige Untersuchungen vor. Erste präzise Angaben zur makroskopischen Anatomie der Volarhaut von Palma und Planta machte Schlaginhaufen (1905) sowie Duckworth (1915). Hill (1955) bestätigte im wesentlichen die Ergebnisse der zuvor genannten Autoren und ergänzte sie durch eine genauere Beschreibung von Hand und Fuß insbesondere bei *Tarsius syrichta*. Midlo und Cummins (1943) und Biegert (1959) untersuchten je 8 Individuen und stellten Vergleiche zur Komplexität der Papillarleistenmuster mit anderen Primaten an. Alle diese Arbeiten liefern jedoch im Vergleich zu neueren Studien an höheren Primaten (z. B. Brehme 1968) unzureichende Beschreibungen, welche sich darüber hinaus nicht in befriedigender Weise ergänzen, sei es, weil der Untersucher beispielsweise die von ihm behandelte Spezies unerwähnt läßt, oder weil er dieses Thema innerhalb eines größeren thematischen Rahmens nur kursorisch abhandelt. Über den vergleichend-systematischen Ansatz hinaus nahm kein Autor die Deskription zum Anlaß für eine funktionelle Interpretation. Aufgabe dieser Studie soll es sein, einen Beitrag in dieser Richtung zu liefern. Von Duckworth (1915) erwähnte und von Hill (1955) beschriebene Oberflächenstrukturen des Integumentes am Schwanz von *Tarsius* wurden von Sprankel (1965) und von Kiesel (1968) einer näheren Untersuchung unterzogen und auch in ihrer Funktion gedeutet. Die dort vorliegende Betrachtungsweise bildet, zusammen mit den Untersuchungsmethoden, wie sie Brehme (z. B. 1967, 1968, 1975) anwendet und mit Arbeiten über Fortbewegungsweisen und Verhalten von *Tarsius bancanus* (Niemitz 1974, 1976, 1977a; Preuschoft et al. im Druck) den Ausgangspunkt für die nachstehende Befunderhebung. Besondere Aufmerksamkeit verdienen darüber hinaus biomechanische Aspekte, da zu prüfen ist, ob oder in welcher Weise die Hautstrukturen von *T. bancanus* ihre Beanspruchung durch kompressive und scherende Kräfte widerspiegeln.

Material und Methoden

Es gelangten 28 Individuen von *Tarsius bancanus borneanus* zur Untersuchung. Alle Exemplare wurden 1972 und 1973 in der Nähe der Hauptstadt von Sarawak (Ost-Malaysia, Borneo, etwa 111° östlicher Länge, 1° nördlicher Breite) zumeist in sekundärem Dschungel gefangen. 23 von ihnen entstammen einer Population aus dem Gebiet von Semongok, etwa 20 km südlich der Stadt. 4 Tiere aus der Küstenregion von Matang (etwa 15 km westlich der Stadt) und eines aus dem suburbanen Küstengebiet wurden zum Vergleich herangezogen. Bezüglich weniger Teilaspekte lassen sich die Befunde mit jenen von Midlo und Cummins (1943) und Biegert (1959) zu insgesamt 44 Individuen der Gattung vereinigen.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 321—346

ISSN 0044—3468 ASTM-Coden ZSAEA 7

Die Papillarleistenmuster wurden im Kontaktabdruckverfahren auf Kunstdruckpapier dokumentiert und in Lupenansicht oder nach Fotos begutachtet. Zur funktionellen Ausdeutung wurden auch histologische Präparate untersucht. Hierbei handelte es sich um 15 μ und 30 μ dicke, Hämatoxylin-Eosin-gefärbte längs und quer geführte Schnitte durch den 3. Finger und die 1., 2. und 3. Zehe eines *T. bancanus* (Prof. Dr. H. Sprankel, Neurologisches Zentrum, Universität Gießen, Archivnummer: 1963/20). Die mikroskopische Inspektion erfolgte bei normaler Durchleuchtung und unter dem Polarisationsmikroskop. Das Material wurde vervollständigt durch im Habitat der Tiere aufgenommene Fotos, durch Verhaltensstudien und einen Film (Niemitz und Niemitz 1973).

Die Fangmethoden (vgl. Niemitz 1977a) müßten den Erfordernissen nach Zufall und Chancengleichheit für eine repräsentative Stichprobe etwa entsprochen haben. In der Interpretation der Ergebnisse wird der aber auch hier noch recht begrenzten Individuenzahl Rechnung getragen.

Der vorliegende Beitrag folgt bezüglich der Epidermisstrukturen der Nomenklatur von Simon (1951) in der zusammenfassenden Darstellung von Klauer (1976) und im Hinblick auf den Komplexitätsgrad der Muster (Pattern intensity = P.I.) der Einteilung von Midlo und Cummins (1943), siehe Biegert (1959). In den Abbildungen haben wir für die Klassifizierung der Musterintensitäten eine zweite, das System von Midlo und Cummins beibehaltende Skala eingeführt. Sie entsteht ausgehend von der Musterintensität, die wir hier als M & C abkürzen, nach folgender Formel:

$$(M \,\&\, C \cdot 5) + 1$$

Die hierdurch erlangten Werte haben, obwohl sie den anderen im Prinzip völlig gleich sind, zwei Vorteile, die sich besonders bei der elektronischen Datenverarbeitung positiv bemerkbar machen. Sie sind einfacher, beanspruchen statt drei Spalten (2 Ziffern, 1 Komma) nur eine, und sie vermeiden die bei der Benutzung mancher Programmbibliotheken hinderliche Null als untersten Wert. Um durch Einführung einer (nur scheinbar!) neuen Klassifizierung keine Verwirrung zu stiften, wurde trotz der genannten Vorzüge die Einteilung nach Midlo und Cummins dennoch erwähnt. Mit Rücksicht auf die Vergleichbarkeit der Befunde benutzen wir die Einteilung dieser Autoren auch dann, wenn die dort angegebenen Vorschriften uns nicht optimal erscheinen. In einem erheblichen Prozentsatz wird nämlich eine Begrenzung der Klassifizierung auf lediglich 6 Kategorien den existierenden, hochkomplizierten Verhältnissen nicht gerecht. Die zwangsläufig hierdurch herbeigeführte Simplifizierung der natürlichen Gegebenheiten kann keineswegs als erschöpfende Deskription verstanden werden. Hierzu ist neben den methodischen Begrenzungen auch die Anzahl der untersuchten Tiere zu klein; es wären hierfür wohl über 200 auswertbare Abdrücke nötig.

Biomechanische Befunde

Am Positionsverhalten von *T. bancanus* fällt zunächst auf, daß diese Primaten oft an senkrechten Stämmchen junger Bäume anzutreffen sind. Hierbei ist die eigentümliche Verankerung der Tarsier am Substrat bemerkenswert, auf ihrem Taststützschwanz (Sprankel 1965) zu sitzen. Die Kräfte, welche hierbei auf die Volarhaut der Hände und Füße wirken, seien in verschiedenen Situationen des Positions- und des Fortbewegungsverhaltens demonstriert. Abb. 1 zeigt einen in Ruhe sitzenden Koboldmaki; es kann an diesem Bild nicht entschieden werden, ob er eine Sekunde später fortspringen wird, oder ob er sich lediglich umschaut und sitzen bleibt. Die zwischen dem Tier und dem Baumstamm interagierenden Kräfte beruhen im wesentlichen also lediglich auf der Gravitation sowie auf der Muskelkraft der Flexoren an Hand und Fuß. Wie die Verhaltensbeobachtung und auch Fotos von an solchen dünnen Stämmen während des Verzehrs von Beute sitzenden Koboldmakis lehren, sind die auf die Volarhaut der Hände ausgeübten Kräfte relativ unbedeutend, denn der Koboldmaki läßt hierbei mit einer Hand los, ohne auf dieser Seite im geringsten abzusinken. Die andere Hand lehnt in einer solchen Situation gegen den Stamm, sichtlich nur, um das im labilen Gleichgewicht verankerte Tier zu stabilisieren, einer Funktion, bei der geringe Kräfte völlig ausreichen. Bei genauer Betrachtung kann man leicht sehen, daß die Hand nur lose und sichtbar ohne Kraftaufwand die Rinde des Bäumchens berührt. Wenn sie nämlich in verschiedenen anderen Situationen

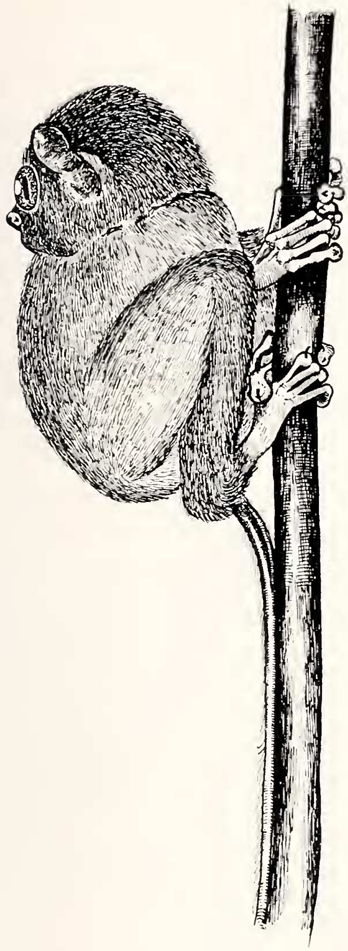


Abb. 1 (links). Tarsius bancanus borneanus, in Ruhe an einem dünnen Stamm sitzend. Er hält sich hierbei vornehmlich mit den Füßen fest und sitzt auf seinem Taststützschwanz. Die Hände bewirken lediglich zusätzliche Stabilität.

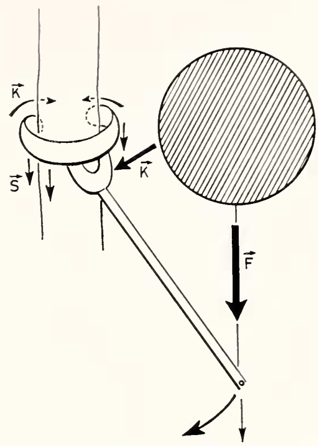


Abb. 2. Schema der beim Sitzen auf den Fuß von *Tarsius* wirkenden Kräfte. F = Gewicht, welches auf das obere Sprunggelenk wirkt; K = Kompressive Kräfte durch Zugriff (oben) oder durch Hebelwirkung (rechts); S = Scherende Kräfte durch Übertragung der Gravitation F. (Weitere Erklärung im Text)

den dünnen Baumstamm fester umfaßt, kann man die auftretenden seitlichen Scherkräfte an einer Verformung der Nagelballen an den Fingern erkennen und, bei besonders geringem Durchmesser des Stammes, auch an der seitlichen Verschiebung der dann anliegenden Druckpolster an der Innenseite der gebeugten Finger. Da *T. bancanus* an schrägem Substrat sitzend auch mit pronierter Hand zugreifen kann, können solche Beanspruchungen sowohl in radialer als auch in ulnarer Richtung auftreten.

Wesentlich größere Kräfte wirken jedoch auf die Volarhaut der Hinterextremität ein. Bei solch dünnen Stämmchen, wie es das Beispiel zeigt, umgreifen oft die Zehen 2 bis 5 gemeinsam das Substrat lateral, wären also mit Biegert (1959) als postaxial zu bezeichnen, während der Hallux medial die bei Prosimieren und vielen Simieren übliche Zangenkonstruktion des Hinterfußes komplettiert. Auf den breiten Großzehenballen und auf die hierbei oft in voller Länge anliegenden Plantarseiten der Strahlen 4 und 5 wirken 2 Kraftvektoren ein (Abb. 2), nämlich die Gravitationskraft und die etwa senkrecht dazu stehenden kompressiven Kräfte der Flexoren, die ein Abrutschen des Fußes verhindern. Die dem Substrat aufliegenden Flächen sind von medial nach lateral: der Großzehenballen, Interdigitalballen I, sowie (II + III),

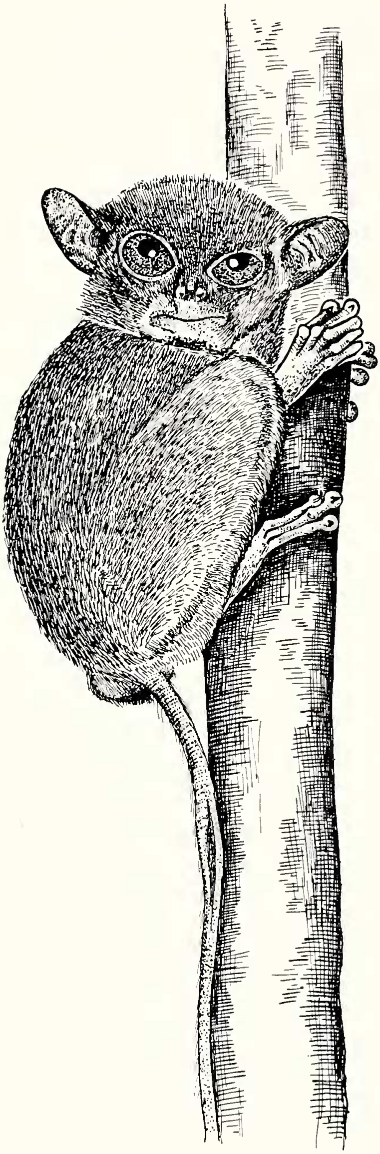


Abb. 3. Typische Abduktion bei gleichzeitiger Flexion im Zehengrundgelenk (Metatorso-Phalangeal-Gelenk)

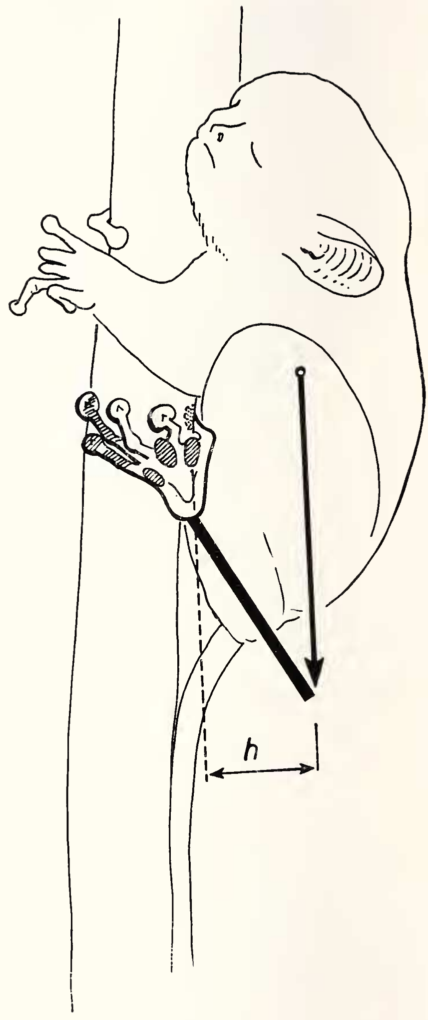


Abb. 4. Das Bild zeigt die den Untergrund berührenden Flächen eines Fußes (schraffiert) und demonstriert die Greifzangenkonstruktion. Ferner erkennt man den Abstand (h) vom Lot unter dem Schwerpunkt zur Greifzange

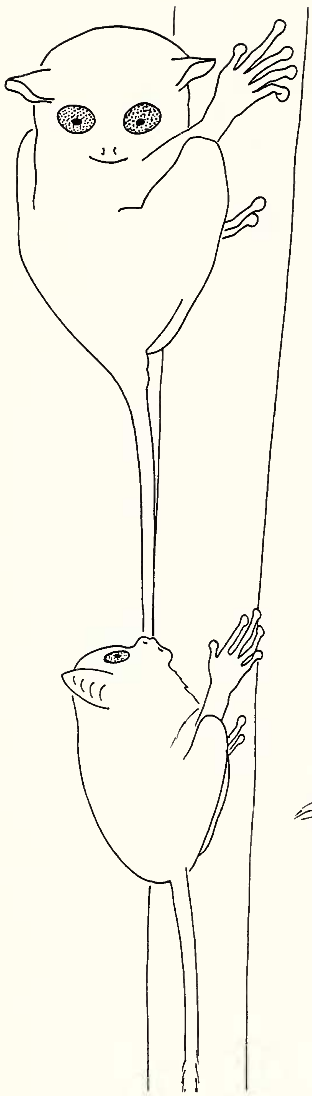
eventuell auch noch der mit dem Hypothenar unterschiedlich stark verschmolzene Interdigitalballen IV, die Beugeseiten des 4. und 5. Strahles und schließlich deren Zehenballen.

In diesem Zusammenhang ist die in Abb. 3 sichtbare und übrigens typische,

leichte Flexion und Abduktion in den Zehengrundgelenken zu beachten. Hier wird deutlich, daß die Interdigitalballen der Planta durch die Flexion der Zehen am Auffangen der Gravitationskräfte mitbeteiligt werden, also vorherrschend scherenden Kräften unterliegen. Außerdem wird klar, daß die simultane Flexion und Abduktion zwischen Mittelfuß und Zehen passiv geschieht, denn eine Abduktion der Strahlen 4 und 5 würde ein Lösen der Greifzange und somit ein Abrutschen des Fußes bedeuten. Der Hebelarm der Zange des Hinterfußes reicht bis unter den weit dorsal liegenden Schwerpunkt des Tieres (Abb. 4). Dieser einarmige Hebel ist es, welcher zu der Verbiegung im Metacarpo-Phalangeal-Gelenk führt und auf diese Weise kompressive neben den auftretenden scherenden Kräften auf die proximalen Flächen von Thenar- und Hypothenarballen der Planta ausübt (Abb. 2). Durch den kurzen Abstand dieser beiden Ballen von der Drehachse der Zange und dem großen Abstand des Schwerpunktes von derselben Achse, würden an dieser Stelle je nach Dicke des Substrates und in Abhängigkeit von der genaueren Körperhaltung Druckkräfte vom etwa 3- bis 8fachen des Körpergewichtes des Tarsiers auftreten, wenn der Schwanz als Stützorgan nicht einen beträchtlichen, bisher jedoch noch nicht quantifizierbaren Anteil des Gewichtes tragen würde. Wie die craniale Verschiebung des Sitzkissens an der Stützfläche des Schwanzes zeigt (siehe z. B. Foto bei Sprankel 1965), treten hier nicht nur dorso-ventrale, also kompressive Vektoren auf, sondern auch deutliche tangentiale Kräfte als Ausdruck der vertikalen Komponente. Wie weiter unten zu zeigen sein wird, stehen die Verteilungen der einzelnen Komponenten auf die an der Sitzfunktion beteiligten Hautflächen mit den betreffenden Papillarstrukturen in Zusammenhang.

Während sich die bisherige Funktionsbeschreibung auf das Sitzen an dünnen Stämmchen bezog, verhalten sich die Vektoren der auf die Haut wirkenden Kräfte beim Sitzen an dickeren Bäumen davon recht verschieden. Abb. 5 zeigt einen adulten männlichen *T. bancanus* und ein etwa 35 g schweres Jungtier, welche zusammen an einem relativ dicken Stamm sitzen. Es sei auf die überaus große Ähnlichkeit der Haltung der Extremitäten bei beiden Tieren hingewiesen. Man erkennt, daß die Hand bei dieser Art der Position verstärkt als Halteapparat eingesetzt wird. Die Resultierende aus den angreifenden Kraftvektoren verläuft hier ziemlich genau in der Achse des Unterarmes und seiner Verlängerung, den in etwa gleicher Richtung sich fortsetzenden Metacarpalia und den Fingern. Die palmaren Druckpolster der Finger nämlich und auch die Nagelballen an den Spitzen der Strahlen werden — im Gegensatz zu vergleichbaren Situationen an dünnem Substrat — nicht seitlich, also ulnar oder radial verschoben. Im Gegenteil bleiben die erwähnten Druckpolster unter den Fingern verborgen, und die Fingernägel befinden sich in der Mitte der Fingerbeeren. Hier wirken also Scherkräfte in distaler Richtung. Sowohl bei dünnerem als auch bei solchem dicken Untergrund jedoch ist es maßgeblich wiederum der proximalste Handballen, nämlich der Hypothenar, der zwar ebenfalls scherenden, aber relativ mehr kompressiven Kräften ausgesetzt ist.

In der gleichen Abbildung kann man erkennen, daß 4. und 5. Zehe gemeinsam in voller Länge dem Substrat anliegen. Wie in einer anderen Studie gezeigt wurde (Niemitz 1974), dienen in dieser Position die 2. und 3. Zehe einer nicht sehr erheblichen Stabilisierung des Fußes. Alle Anteile der Volarhaut der Planta unterliegen demnach ausgeprägten Scherkräften, die zumindest nicht sehr weit von der Achse des jeweiligen Strahles abweichen. Am ehesten könnten jedoch auch in dieser Situation kompressive Kräfte auf Thenar und Hypothenar einwirken (Abb. 3). Der Schwanz bildet in zwischen den beiden Situationen nicht unterscheidbarer Weise den Abschluß als zusätzliche Stütze des Körpers. Nun bleibt noch zu klären, ob und wie Palma, Planta und Taststützfläche des Schwanzes bei lokomotorischen Funktionen belastet werden.



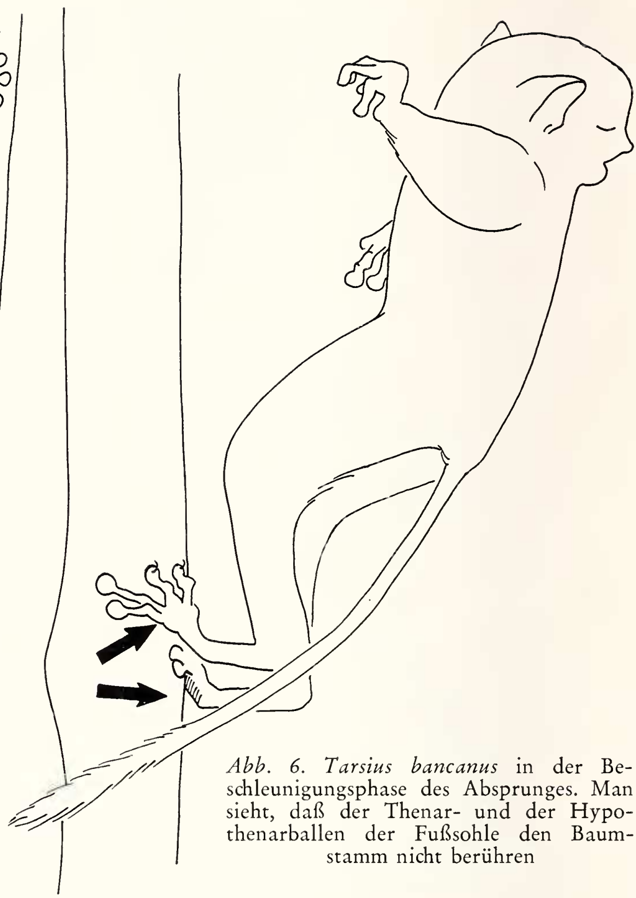


Abb. 6. Tarsius bancanus in der Beschleunigungsphase des Absprunges. Man sieht, daß der Thenar- und der Hypothenarballen der Fußsohle den Baumstamm nicht berühren

Abb. 5. Tarsius bancanus: ein adultes Männchen und ein Jungtier sitzen an einem dickeren Stamm. Beim oberen Individuum sieht man, daß es nicht oder kaum auf dem Taststützschwanz sitzt. Die Hände müssen das Tier halten und unterliegen demnach Scherkräften etwa in axialer Richtung der Phalangen. (Beachte die große Ähnlichkeit im Positionsverhalten beider Tiere)

In Abb. 6 ist klar ersichtlich, daß Thenar- und Hypothenarballen des Fußes während der Beschleunigungsphase des Absprunges den Untergrund nicht berühren, also auch keine Kräfte übertragen. Die abstoßende Kraft, welche als Scherkraft von etwa 45° Neigung zum Substrat gerichtet ist, wird übertragen durch jene Körperteile, die auch bei der Haltefunktion der Greifzange wirken, sowie durch die Zehenendballen vom 2. und 3. Strahl. Den Anteil dieser letztgenannten Ballen an der Kraftübertragung kann man nur als gering einschätzen; er ist jedoch bislang nicht quantifiziert worden. Es soll noch angemerkt werden, daß *T. bancanus* beim Absprung die Hände und den Schwanz einfach vom Untergrund abhebt, die betreffenden Oberflächen also bei der Beschleunigungsarbeit keine Rolle spielen.

Äußere Anatomie der Volarhaut der Palma

Proximaler Hypothenar (Hp)

Der proximale, primäre Hypothenar der Primatenplanta nimmt bei *T. bancanus* in mehrererlei Hinsicht eine Sonderstellung ein. In einer für die Primaten ursprünglichen Weise erscheint er zunächst dreieckig und besitzt eine deutliche, auf der Ulnarseite dem 5. Strahl zuweisende Spitze. Mit einer größten Länge von zumeist fast 9 mm und einer Abdruckfläche von je nach Auflagedruck 28–35 mm² beim adulten Individuum ist er gleichzeitig der größte Ballen der Hand. Auch dies entspricht dem ursprünglichen Zustand der Primaten. Seine durchschnittliche Musterintensität P.I. = 0,65 (≙ 4,23; n = 44, S.D. = 0,25 ≙ 1,36) liegt weit über dem Durchschnitt aller anderen Ballen (Abb. 7) sowohl der Vorder- als auch der Hinterextremität. Alle Angaben zur Musterintensität P.I. beziehen sich nur auf die Exemplare vom Fangort Semongok, die sämtlich einer Population angehören. Wegen des hohen Komplexitätsgrades seiner Muster läßt sich für den Hypothenar auch kaum eine Hauptrichtung der Papillarleisten angeben. Bei differenzierter Betrachtung ist

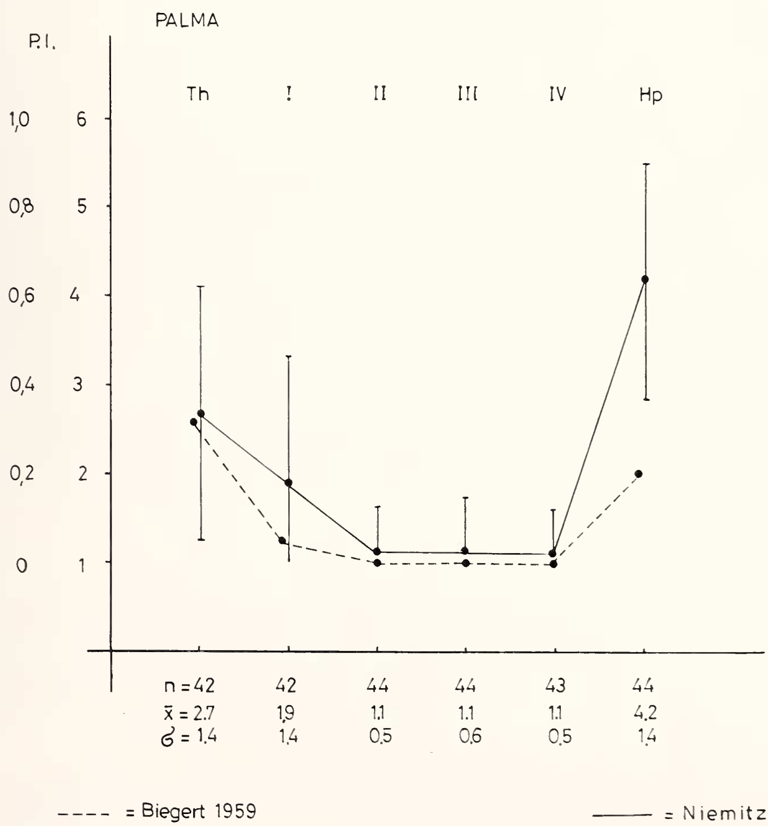


Abb. 7. Musterintensitäten P.I. der palmaren Ballen der Individuen dieser Untersuchung an *T. bancanus*, verglichen mit den Werten von Biegert (1959) an der Gattung *Tarsius*. Für P.I. liegen zwei Skalen vor: links nach Midlo und Cummins (M & C), rechts nach der Umrechnung (M & C · 5) + 1; die zweite Skala ist völlig gleich der anderen, aber einfacher zu behandeln. Die einzigen signifikanten Unterschiede zwischen den Ergebnissen beider Autoren bestehen in der durchschnittlichen P.I. des Hypothenars

jedoch auffällig, daß in der Mehrzahl der Fälle die Hauptrichtung der Leisten zur proximo-ulnaren Richtung eher in geschlossenen Bögen verläuft. Vorhin wurde darauf hingewiesen, daß hier an der Palma mehr kompressive als scheren Kräfte auftreten. Während an allen anderen Ballen der Palma die Leistendichte recht konstant ist mit zumeist um 7, manchmal bis zu 9 Linien pro mm, so können doch in Einzelfällen beim Hypothenar 6, bisweilen sogar nur 5,5 Linien pro mm gemessen werden.

Obwohl die durch Beugefalten hervorgerufenen Areolae cutaneae den Hypothenar von *T. bancanus* gut umschreiben, kann man in einem beträchtlichen Prozentsatz (sicher über 30 %, eventuell auch über 50 % der untersuchten Fälle) erkennen, daß sich seine Papillarleisten in jenen des Interdigitalballens IV fortsetzen. Es kann schon hier angemerkt werden, daß sich am Fuß zwischen diesen beiden Ballen bei der Mehrzahl der Individuen eine Verschmelzung vollzogen hat.

Thenar (Th)

Der Thenarballen hat eine angenähert rundliche bis ovale Form. Sein Abdruck ist in der Regel etwa 5 mm breit und zirka 6 mm lang, wobei die Längsachse ungefähr der Richtung des Os metacarpale I folgt. Die Berührungsfläche schwankt also um den Bereich von 22 mm². Mit dem Wert von P.I. = 0,33 (≙ 2,66; n = 42, S.D. = 0,29 ≙ 1,43) stellt er den Ballen mit der zweitgrößten Musterintensität der Hand dar. Nur 4 von 46 Thenarballen der hier vorliegenden Sammlung zeigen parallelen, offenen Verlauf ohne jede weitere Musterung. Am häufigsten sind spurenförmige Bildungen vertreten, bei denen deutlich eine Präferenz der Richtung in der Längsachse des Ballens erkennbar ist. Nach den biomechanischen Beobachtungen müssen die neben den kompressiven Kräften hier angreifenden scherenden Belastungen beim Klettern oder beim Sitzen an dickeren Stämmen etwa dieser Richtung entsprechen. Bei 55 % aller inspizierten Hände (31 von n = 56) weisen die Papillarleisten des Thenar Verbindungen zu jenen des I. Interdigitalballens auf. In 10 Fällen, also fast einem Fünftel der Individuen, erreicht diese Verschmelzung einen solchen Grad, daß sich eine einheitliche Fläche mit durchgehenden Papillarleisten abdrückt, welche an der Trennlinie zwischen beiden Ballen nur noch eine mehr oder minder seichte Einbuchtung im Umriß zeigt. Für den Verlauf der Leisten ist typisch, daß sie zumeist von der radialen Seite des Thenar zur ulnaren des I. Interdigitalballens ziehen, trotzdem aber die Hauptrichtung der Leisten beider Ballen etwa in Richtung des Pollex gewahrt bleibt. Dies kommt durch doppelten Richtungswechsel zwischen den beiden Ballen zustande.

Interdigitalballen I

Mit durchschnittlichen Achsenlängen von etwa 4,2 mm und 3,5 mm hat der ziemlich runde erste Interdigitalballen eine Abdruckfläche von etwa 10—12 mm². Etwas mehr als die Hälfte der eindeutig zuzuordnenden Ballen (22 von n = 42) zeigen lediglich ein offenes Feld. Bei nur 6 der begutachteten Hände sind komplexere Verhältnisse als spurenförmige Bildungen zu beobachten. Dementsprechend liegt die mittlere Musterintensität nur bei P.I. = 0,18 (≙ 1,90; n = 42, S.D. = 0,29 ≙ 1,43). Die Richtung der sehr genau parallelen Leisten der offenen Felder verläuft wieder exakt in der Achse des 1. Strahles und folgt somit auch hier den Vektoren ansetzender Scherkräfte.

Interdigitalballen II, III und IV

Sie können wegen ihres einheitlichen Musterverlaufs gemeinsam besprochen werden. Zunächst weisen die Messungen den II. Interdigitalballen als zweitgrößte dieser Palmarstrukturen von *T. bancanus* aus: durchschnittlich ist er etwa 6,0 mm lang und

5,5 mm breit und drückt damit auf eine Fläche des Untergrundes von ungefähr 25 mm². Im Gegensatz zu diesem großen Ballen, der übrigens in axialer Verlängerung des Hypothenar liegt, bildet der Interdigitalballen III nur eine recht flache Erhebung, so daß er oft kaum abgebildet wird. Seine in etwa ovale, oft nicht scharf begrenzte Form von knapp 2,5 mm Breite und etwa 3,5 mm Länge ergibt so eine aufliegende Fläche von ca. 7 mm²; oft jedoch ist dieses Areal kleiner abgebildet und kann im Abdruck gelegentlich sogar fehlen. Die angenähert runde Fläche des Interdigitalballens IV ist dagegen immer vorhanden. Ihr Durchmesser beträgt zumeist zwischen 4,0 mm und 4,5 mm, womit sich seine Fläche zu etwa 13 mm² berechnet.

Alle diese drei Ballen zeigen streng axial ausgerichtete, zumeist völlig offene Muster (Abb. 7 u. 11), also wieder eine Ausrichtung nach den scherenden Vektoren der auf die Haut wirkenden Kräfte. Die Werte für die Musterintensitäten der Tarsier aus Semongok lauten:

Interdigital-ballen Nr.	n	P.I. nach MIDLO u. CUMMINS	nach Umrechnung	S.D. nach MIDLO u. CUMMINS	nach Umrechnung
II	44	0,03	1,14	0,10	0,51
III	44	0,03	1,14	0,13	0,63
IV	43	0,02	1,12	0,10	0,50

Beim Vergleich der Musterintensitäten der einzelnen Ballen der Palma von linker und rechter Hand liegen die Stichproben pro Körperseite zwischen 19 und 23 Individuen, lassen sich also, insbesondere wegen der vorzugebenden Einschätzungsfehler (s. Methoden) der Musterkomplexität, nicht statistisch auswerten. Wenngleich der II. und der IV. Interdigitalballen rechts und links Muster sehr ähnlichen, geringen Komplexitätsgrades aufweisen, so läßt sich jedoch immerhin feststellen, daß alle 6 Ballen der rechten Hand eine durchschnittlich höhere P.I. erreichen als links.

Nimmt man die 37 auswertbaren Durchschnittswerte von Musterintensitäten der Palma von *T. bancanus* aus Semongok zusammen, so ergeben sich die in Abb. 8 dargestellten Verhältnisse. Man muß bei dieser geringen Anzahl von Werten jedoch berücksichtigen, daß es sich jeweils um eine Durchschnittsbildung aus jeweils 6 Einzelwerten handelt, das Histogramm also auf 222 Einzeldaten beruht, wenngleich eingeschränkt werden muß, daß wegen der Kopplungsgruppen keine kombinatorische Chancengleichheit besteht. Die Werte der wenigen Individuen aus dem Fanggebiet von Matang liegen alle, ohne viel zu streuen, in der rechten Hälfte der Verteilung der Individuen vom etwa 20 km entfernten Semongok. Dies könnte ein gewisses Indiz sein für die Wirksamkeit des zwischen den beiden Gebieten liegenden Sarawak-Flusses als genetische Barriere. Die nähere Analyse der Muster liefert hierfür ein weiteres Indiz, indem die Tiere in Matang sämtlich dazu neigen, Doppelschleifen aufzuweisen, auch wenn diese nicht immer vollständig ausgebildet waren. Mehr soll jedoch an den wenigen Individuen nicht interpretiert werden.

Hautstruktur der Finger

Untersucht man die Haut der Finger von *T. bancanus*, so erkennt man auf der Dorsalseite, daß sie außer an den Gelenken meist stark dunkelbraun pigmentiert ist. Die Phalanges proximales und mediae tragen dorsal keine Papillarleisten. Die Haut ist dort mit spärlichen, kurzen, borstenartigen Haaren versehen. In streifendem Licht und bei Inspektion mehrerer Hände kann man erkennen, daß diese Haare in Schrägzeilen stehen. Diese Beobachtung bereitet übrigens zunächst Schwierigkeiten, wird aber durch die von den Haarwurzeln erzeugten Höckerchen erleichtert, welche bei

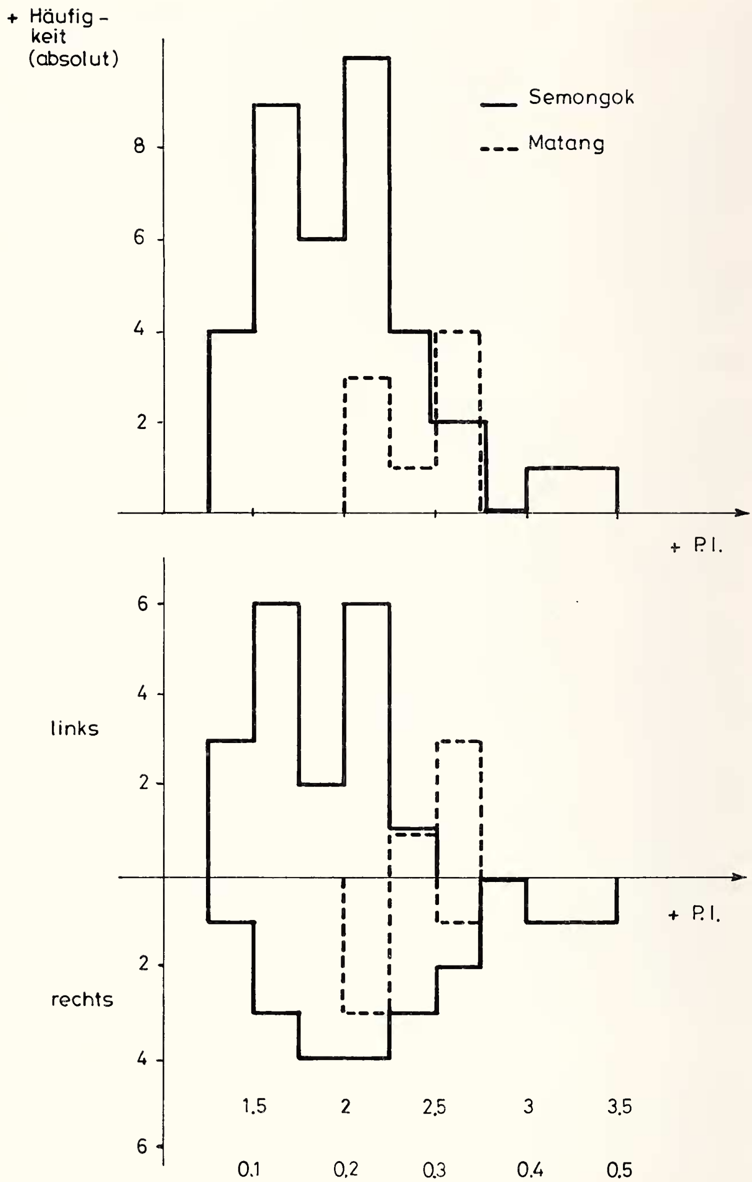
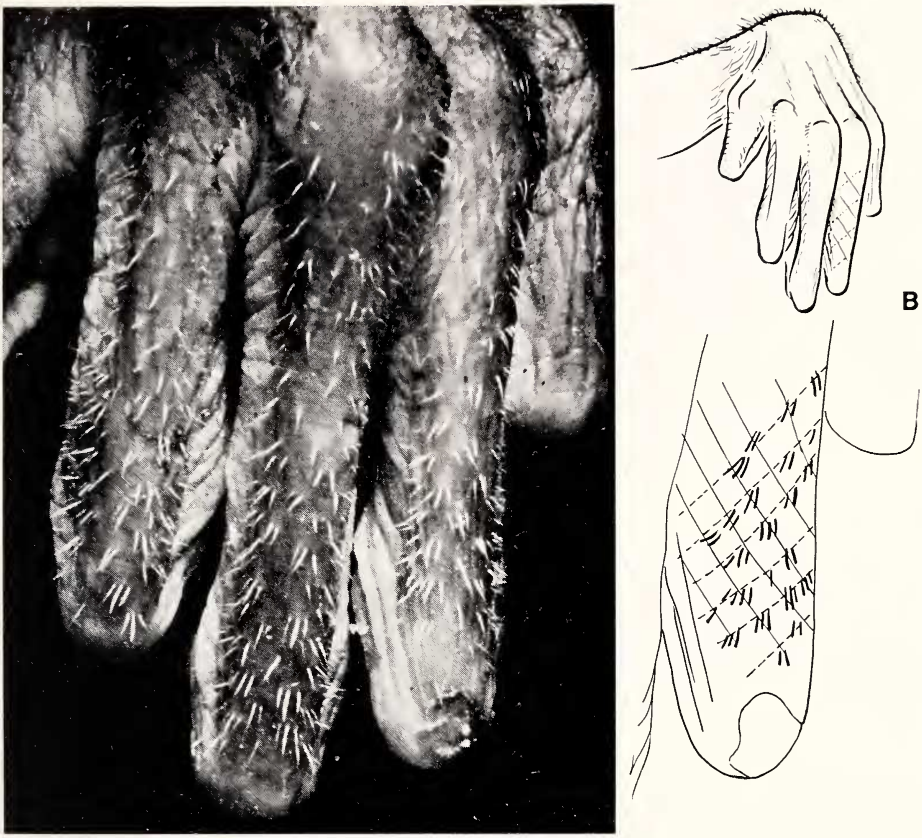


Abb. 8. Durchschnittliche P.I. der Palmarballen von *Tarsius bancanus borneanus* aus den Fanggebieten von Semongok und Matang. *Oben:* rechte und linke Ballen gemeinsam; *unten:* rechte und linke Ballen zum Vergleich getrennt

streifender Beleuchtung entsprechende Schatten werfen. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, daß die Haare nicht immer einzeln stehen, sondern daß Zweier-, Dreier- und Vierergruppen von Haaren zusammen häufiger vorkommen als Einzelhaare (Abb. 9).

Von dorsal betrachtet weisen die Finger von *T. bancanus* nur auf dem Nagelballen zirkulär um den Nagel verlaufende Papillarleisten auf. Dies ist auch die



A C

Abb. 9. Tarsius bancanus borneanus. A und B: Extensorenseite der proximalen Fingersegmente der Strahlen 2, 3 und 4. Man erkennt, daß die Haare einzeln oder in Zweier-, Dreier- und Vierergruppen in nicht sehr strenger, gegenläufiger Anordnung in Schrägzeilen stehen. C: Schematische Skizze des 4. Strahles von A mit Einzeichnung der Schrägzeilen

Region der feinsten Leisten an der Hand mit um 11—12 Linien pro mm (manchmal bis zu 14 Leisten pro mm) und dem flachsten Relief (s. u.). Auf der Ventralseite der Nagelballen jedoch weisen die Papillarleisten aller Nagelballen der Hand streng gerichtet und fast immer selbst ohne spurenförmige Muster in axialer Richtung, also parallel zu den hauptsächlich ansetzenden Scherkräften. Bei den weniger häufigen seitlichen Scherkräften werden Finger und Nagelballen einer geringfügigen, aber deutlichen Rotation um ihre Längsachse unterworfen. Der Fingernagel nähert sich dabei der belasteten, meist unteren Seite (Abb. 10). In dieser Situation kommt auf der dem Substrat zugeneigten, lateralen Seite des Nagelballens ein höherer Kompressionsvektor hinzu, wobei die Resultierende dann etwa senkrecht auf dem Verlauf der Papillarleisten zu stehen kommt (Abb. 10).

Es wurde oben beschrieben, daß beim Klettern und beim Sitzen an dickeren Stämmen oft die ganze Palmarseite der Finger dem Substrat aufliegt. Insbesondere auf der Flexorenseite, seitlich der Sehnen der langen und kurzen Flexoren befinden sich in diesem Bereich Druckpolster im Bindegewebe, die mit Fett und besonders mit Schweißdrüsen erfüllt sind (s. u.). Die Anhäufung dieser Drüsen indiziert eine Ad-

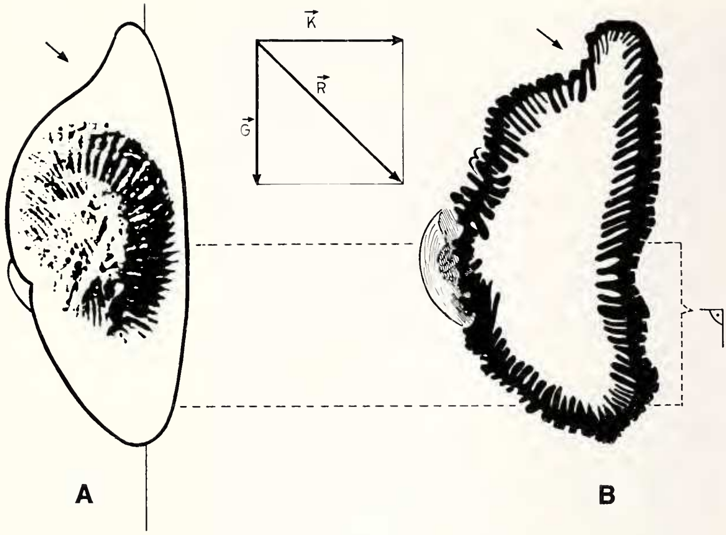


Abb. 10. A: Abdruck der apikalen Papillarleisten eines Fingerballens (hier: Pollex der linken Hand), kombiniert mit einer schematischen Skizze der Apikalansicht des Ballens unter Kompressionsbelastung durch Zugriff K und Scherbelastung durch Gravitation G. Die Verformung erzeugt einen Sulcus oberhalb des Fingernagels. Die Papillarleisten, die den Stamm berühren, stehen annähernd senkrecht zur Scherkraft G. B: Querschnitt eines unter seitlicher Verformung fixierten Nagelballens. Die Epidermiskämme und Coriumwälle im Bereich jener Papillarleisten, die den Stamm berühren, stehen durch diese Verformung annähernd senkrecht zur scherenden Kraft G und sind somit optimal verankert

häsionsfunktion auch dieser Flächen. Die Lageverhältnisse des Sehnenbündels und der Polster führen auf der Phalanx proximalis und media zur Ausbildung einer längs verlaufenden Rinne (Abb. 11). Die Papillarleisten in dieser Region weisen distal aufeinander zu und bilden so ein nach proximal offenes „V". Da die hier in seitlicher Richtung angreifenden Kräfte, wie oben gezeigt wurde, zwar eine wichtige Rolle spielen — hierauf wird unten noch näher eingegangen —, die stark vorherrschende Beanspruchung der Haut aber als Scherkraft in axialer Richtung liegt, ist diese Profilstruktur bemerkenswert. Sie entspricht nämlich dem gleichen Konstruktionsprinzip wie beim Schwanz von *Tarsius* (Sprankel 1965), bei dem die nach kranial gerichtete Scherkraft ebenfalls durch ein V-Profil aufgefangen wird.

Äußere Anatomie der Volarhaut der Planta

Hypothenar (Hp) und Interdigitalballen IV

Bei einigen der uns vorliegenden *T. bancanus* lassen sich der primäre Hypothenar (≙ distaler Hypothenar, Hd, Biegert 1959) und der proximale Hypothenar (≙ accessorischer Hypothenar, Hp, Biegert 1959) im Abdruck dadurch erkennen, daß ein- oder beidseits in ihrer Begrenzung eine leichte Einbuchtung zu sehen ist (Abb. 12. Pfeil A). Da diese Sulci aber, wenn sie überhaupt auftreten, nur sehr wenig ausgeprägt sind, werden diese Ballen gemeinsam behandelt. Das gleiche gilt für den IV. Interdigitalballen, der zwar in ziemlich genau der Hälfte aller untersuchten Fälle als leicht abgeschnürtes Abdruckbild in Erscheinung tritt, bei dem aber eine genaue Messung der Länge nicht möglich gewesen wäre. Auf den drei, in allen





Abb. 11 (links). Abdruck der Interdigitalballen II, III und IV und des 5. Fingers. Die Hauptrichtung der Papillarleisten der Interdigitalballen weicht nicht sehr von der Richtung der Finger ab. Die Flexorenseite des Fingers zeigt ein nach distal schließendes, V-förmiges Muster und einen Sulcus in der Mitte. Der Fingerballen ist passiv radial verbogen; die Papillarleisten stehen genau in axialer Richtung. — *Abb. 12 (rechts).* Abdruck einer rechten Planta von *Tarsius bancanus borneanus.* Pfeil A zeigt die Verschmelzungsgrenze zwischen dem primären, distalen Hypothenar und dem proximalen, akzessorischen Hypothenar. Pfeil B zeigt auf den Abschnitt des distal schließenden, V-förmigen Profils zwischen dem I. und dem (II. + III.) Interdigitalballen

beobachteten Fällen zumindest teilweise fusionierten Ballen wurden keinerlei Muster gefunden. Während der Hypothenarballen der Hand die mit Abstand kompliziertesten Papillarleistenmuster aufweist, zeigt der entsprechende Ballen der Planta also ein Minimum an Musterintensität. Die streng parallel angeordneten Leisten verlaufen bei normaler Haltung des Fußes senkrecht, also in Richtung der Gravitationskraft, welche sie durch Friktion auffangen müssen. Dichte und Relief der Papillarleisten entsprechen etwa jener der Palma, meist also ungefähr 7—8 Linien pro mm. Aus den Fotos und Beobachtungen ist nicht einwandfrei zu beantworten, in welchem Maße die kompressiven Kräfte dort auf die Haut einwirken.

Thenar (Th)

Im Gegensatz zum Hypothenar mit P.I. = 0,0 (≙ 1,00) werden beim Thenar mit P.I. = 0,16 (≙ 1,78; n = 45, S.D. = 0,07 ≙ 1,33) zwar geringe, aber dennoch die höchsten Intensitäten der Planta gefunden. Ausnahmslos alle untersuchten Muster auf dem Thenarballen von *T. bancanus* verlaufen in ebenfalls angenähert senkrechter Hauptrichtung. Wie weiter oben geschildert, kann aus den gegenüber den Grundphalangen abgeknickten Metacarpalia geschlossen werden, daß auf dem Thenar und Hypothenar relativ mehr kompressive und vergleichsweise weniger scherende Kräfte einwirken. Während die Relation dieser einzelnen Vektoren bei den beiden genannten Ballen noch ungeklärt bleibt, ist jedoch sicher, daß die scherenden Kräfte auf den distaleren Teilen des Fußes größer sind als hier.

Thenar und Hypothenar und IV. Interdigitalballen bilden zusammen ein großes, proximal schließendes „V", welches wiederum als Profilstruktur anzusehen ist. Nur

handelt es sich hier um ein mehrfach größeres Gebilde. Die Auflagefläche der 3 bzw. 4 Hautballen ist wegen dieser V-Form auch nicht ganz einfach zu bestimmen. Als geeignete Methode bot sich die Planimetrie durch Wiegen von Fotoausschnitten an. Der bei bestimmten Funktionen des Fußes und beim Nehmen des Abdrucks angewandte Druck ist unbekannt. Es ist daher sinnvoll, lediglich die Größenordnung der Auflagefläche zu ermitteln. Deshalb wurde dies bei nur einem mittelgroßen Abdruck durchgeführt und lieferte einen Wert von ziemlich genau 60 mm^2 (59 mm^2), für den Thenar, den Hypothenar und den IV. Interdigitalballen zusammen.

Für die Stichprobe der linken gegen die rechten Musterintensitäten des Thenar ergaben sich folgende Werte:

$$P.I._{li} = 0{,}13 \; (\triangleq 1{,}65;\; n = 23,\; S.D. = 0{,}01 \triangleq 1{,}07)$$
$$P.I._{re} = 0{,}18 \; (\triangleq 1{,}91;\; n = 22,\; S.D. = 0{,}01 \triangleq 1{,}57)$$

Wenngleich es sich auch nur um den Thenarballen handelt, der überhaupt nennenswerte P.I. zeigt, so finden sich dennoch auf der rechten Körperseite auch am Fuß die größeren, durchschnittlichen Musterintensitäten. Dies betrifft alle Ballen, die überhaupt ein Muster aufweisen.

Interdigitalballen I

Thenar und Interdigitalballen I erscheinen bei *T. bancanus* im Abdruck oft von etwa gleicher Größe. Mit einer größten Länge von 10—11 mm, manchmal bis zu 12 mm (über die am lebenden Tier gemessene größte Länge dieses Ballens siehe: Niemitz 1977b) und einer größten Breite von 4—4,5 mm gleicht die Fläche des I. Interdigitalballens etwa jener des Thenars. Die Berechnung der Fläche mit Hilfe einer Näherungsellipse ergibt Werte zwischen 33 mm^2 und 42 mm^2, was sich gut mit dem planimetrisch ermittelten Wert von 37,4 mm^2 deckt. Von 45 auswertbaren Abdrücken zeigen 43 offene Felder; die beiden verbleibenden Interdigitalballen weisen spurenartige Bildungen (Vestige) auf. Es handelt sich hierbei um den rechten und den linken Ballen eines Individuums, welches in anderer Hinsicht unauffällig ist. Eine Aussage zu treffen über die eventuelle Häufigkeit von Mustern auf diesem Ballen ist also bisher nicht möglich. Die Richtung der ziemlich streng parallel angeordneten Papillarleisten verläuft, gleich wie den anderen diesbezüglich beschriebenen Ballen des Fußes, in normaler Fußhaltung senkrecht auf den Untergrund.

Interdigitalballen II und III

Auch auf dem benachbarten Ballen der Planta verlaufen die Leisten vertikal. Der Interdigitalballen (II und III) gleicht dem I. Zwischenfingerballen auch in der Musterintensität außerordentlich. 44 der 46 Abdrücke haben offene Felder mit parallelen Leisten. Die beiden Ausnahmen gehören hier aber verschiedenen Individuen an. Die parallel angeordneten Leisten verlaufen ebenfalls in senkrechter Richtung. Mit einer größten Länge um 9 mm und einer größten Breite um 5—5,5 mm werden bei ihm wegen der annähernd dreieckigen Form jedoch nur etwa 30 mm^2 Auflagefläche gemessen. Der Ballen bildet mit dem I. Interdigitalballen zusammen ein weiteres V-Profil, welches, gleich dem Thenar-Hypothenar-Komplex, sich distal öffnet. Ferner kommt hinzu, daß der Verlauf jener Papillarleistenabschnitte, die sich nahe der dem jeweils anderen der beiden Interdigitalballen zuweisenden Seite befinden, leicht nach distal umbiegt. Auf diese Weise entstehen bei nicht sehr weit gespreizten Zehen ein sich proximal öffnendes, komplementäres V-förmiges Profil, das an dickeren Stämmen — an denen die Zehen nur mäßig gespreizt werden — ein optimales Profil gegen ein Abrutschen an der Unterfläche ergibt (Abb. 12. Pfeil B).

Hautstrukturen der Zehen

Die Pigmentation der Zehen ähnelt sehr der der Finger. Auch das Haarverteilungsmuster ist ähnlich. Jedoch kamen Schrägzeilen vornehmlich auf dem 4. und 5. Strahl vor und weniger auf dem kurzen Hallux und den stark modifizierten 2. und 3. Strahlen mit den Putzkrallen. Daneben besteht der einzige nennenswerte Unterschied darin, daß an den Zehen weniger Dreier- und Vierergruppen und wesentlich mehr einzeln stehende Haare vorhanden sind und dadurch die Schrägzeilenstruktur oft besser zu erkennen ist als an der Hand. Von dorsal betrachtet lassen sich Papillarleisten ebenfalls nur auf den Nagelballen erkennen. Sie zeigen den gleichen Verlauf wie an den Händen, das heißt sie sind zirkulär um den Nagel angeordnet. Von volar gleichen die Nagelballen im Prinzip denen der Hände. Auch hier werden parallele Leisten angetroffen, also offene Felder in Richtung der Achse des Strahles (histologische Besonderheiten s. u.). Für die Lokomotion und für das Positionsverhalten sind die Nagelballen bedeutsam, besonders der größte Endballen am Hallux. Mit einem größten Durchmesser von um 9 mm (bei *T. syrichta* um 7 mm; NIEMITZ 1977b) und einem kürzesten Durchmesser um 7,5 mm ergibt sich eine Auflagefläche des Ballens von über 50 mm² (53 mm²). Anhand des früher bearbeiteten Materials (NIEMITZ 1977b) ergeben sich für *T. syrichta* übrigens weniger als ²/₃ dieses Wertes, nämlich um 33 mm². Der Größe nach folgen der 2. Nagelballen mit 5,5–6,0 mm längstem Durchmesser (≙ 20–25 mm² Auflagefläche), der 4. Nagelballen mit um 5,5 mm (≙ ca. 21 mm²), der dritte mit 5–5,5 mm (≙ ca. 20 mm²) und schließlich der fünfte mit 4,5–5 mm (≙ ca. 17 mm²). Mit Ausnahme des aus 3 respektive 4 Ballen verschmolzenen Thenar-Hypothenar-Komplexes ist somit jener an der Spitze des Hallux der größte einzelne Ballen am Fuß überhaupt. Die als Friktionsflächen funktionell manchmal zu vereinigenden Nagelballen des 4. und 5. Strahles, welche den anderen Hebel der Greifzange des Fußes darstellen, messen zusammen nur etwa 80 % (ca. 38 mm²) der Auflagefläche des Hallux-Ballens. Bei ihnen kommt aber, im Gegensatz zu den Verhältnissen an der 1. Zehe, noch die Volarseite der Phalanges proximales et mediae als zusätzliche Hautfläche zum Tragen.

Diese Hautflächen unterscheiden sich bei den einzelnen Zehen. Während an den Zehen 4 und 5 die Papillarleisten wie bei den Fingern ein proximal offenes V bilden, fehlt ein solches Profil an den ersten drei Strahlen. Minimale Papillarleisten sind bei einigen Individuen an der 3. Zehe zu finden, doch läßt sich wegen ihrer Kleinheit und des sporadischen Auftretens nicht entscheiden, ob auch hier prinzipiell eine V-förmige Anordnung vorliegt. Der durch die Flexoren-Sehnen hervorgerufene Sulcus ist beim 3. Strahl einigermaßen, bei der 4. und 5. Zehe immer gut ausgebildet; auf der Volarseite der ersten beiden Zehen fehlt er.

Mikroskopisch-anatomische Befunde

Unter dem Mikroskop wurden nur die Finger und die Zehen untersucht, weil die hier auf die Haut einwirkenden Kräfte relativ einfach sind. Am Endglied der Finger mit seinem Nagelballen nehmen die Hautstrukturen einen beträchtlichen Anteil ein. In einem Querschnitt durch die Mitte des Fingernagels des 3. Fingers ist die Epidermis — von der Tiefe der Kämme bis zur Höhe der Leisten — 0,28 mm bis 0,35 mm dick, ein Fünftel der Dicke des ganzen Ballens (etwa 1,6 mm einschließlich aufliegendem Nagel). Da die Haftkämme sich aber an manchen Stellen schräg zur Oberfläche des Stratum corneum einsenken (vgl. Abb. 16), beträgt der Abstand vom Scheitel der Papillarleiste zu jenem des Epidermiskammes bis zu 0,42 mm. Deutlicher noch wird der Anteil der Oberhaut, wenn man beachtet, daß der maximale Abstand der

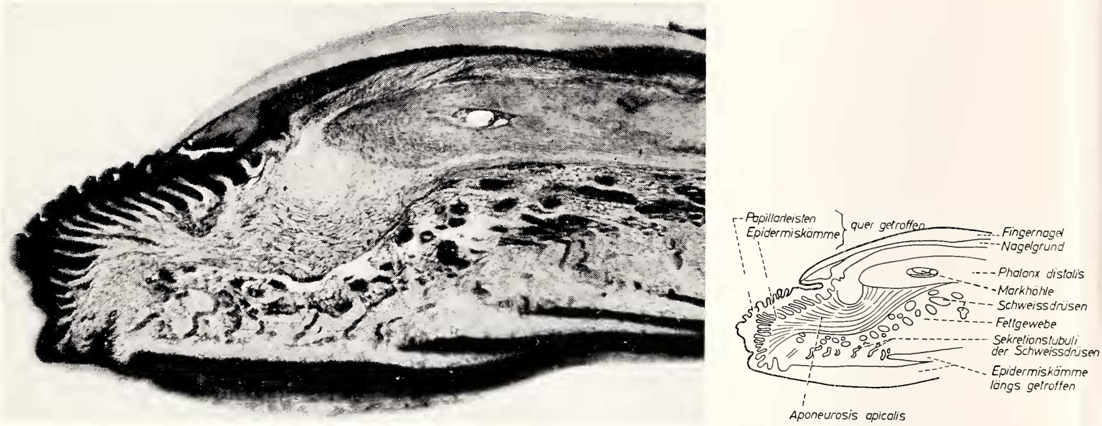


Abb. 13. Längsschnitt, 15 μ, durch das Nagelglied eines rechten 3. Fingers von *Tarsius bancanus borneanus.* (Hämatoxylin-Eosin-Färbung; weitere Erklärungen im Text)

dorsalen und der palmaren Epidermiskämme des Ballens nur 0,75 mm, also weniger als 45 % der Gesamtdicke beträgt. Das Relief der Papillarleisten erreicht hier eine Tiefe von etwa 40 μ bis 70 μ. Die Papillarleisten und Epidermiskämme sind keineswegs immer senkrecht zur Hautoberfläche orientiert. Unter dem bei diesem Querschnitt 0,8 mm breiten Nagel ragen die Kämme schräg auf die Fingermitte zu, so daß ihr Minimalabstand unter dem Fingernagel nur 0,1 mm bis 0,15 mm beträgt. Seitlich neben dem Nagel werden auf einer Strecke von einem halben Millimeter nur 5 Leisten quer getroffen; etwas weiter zur Seite drängen sie sich aber zusammen, so daß bis zu 6,5 Leisten auf einen halben Millimeter gezählt werden. Hier bleiben die Epidermiskämme aber dennoch tief verankert. Im Querschnitt erscheinen sie als etwa 0,27 mm breiter Kamm mit ungefähr 30–50 μ schmalen „Zinken". Sie werden getrennt von den durchschnittlich ebenso schmalen Wällen des hineinragenden Coriums, die ihrerseits eine Höhe von zirka 0,16 mm erreichen. Die Höhe des Reliefs der Papillarleisten ist in diesem Bereich äußerst gering und mißt durchschnittlich etwa 40–50 μ. An der Umschlagskante zur Palmarseite kann es äußerlich sogar fast völlig verschwinden, wenngleich die Haftkämme der Epidermis im mikroskopischen Präparat deutlich zu erkennen sind.

Etwas über der Umschlagskante weisen die Querschnittspräparate eine Einsenkung der Oberfläche auf, welcher am lebenden Tiere ein oftmals sichtbarer Sulcus entspricht (Abb. 10, →). Auch an der Beugerseite, wo die Papillarleisten in solchen Querschnitten ja senkrecht zu ihrer Verlaufsrichtung getroffen werden, stehen Coriumswälle und Epidermiskämme nicht senkrecht zur Hautoberfläche, sondern im Winkel zwischen 45° (nahe dem Rande) und 70° (nahe der Mitte) zur Mittelebene hin geneigt und liefern somit ein im Querschnitt symmetrisches Bild.

In der palmaren Hälfte des Nagelballens sowohl der Finger als auch der Zehen befindet sich ein ausgedehntes, zusammenhängendes Paket mächtiger Schweißdrüsen (Abb. 13), die nach den durchgeführten, stichprobenartigen Zählungen im Vergleich zur Dorsalseite des Nagelballens etwa 6mal so viel sezernierende Tubuli auf die Palmarseite entsenden. Das Bild einer längs geschnittenen Papillarleiste am Ballen einer großen Zehe verdeutlicht die regelmäßig seriale Anordnung der Tubuli mit Abständen zwischen 60 μ und 120 μ (Abb. 14). Dies würde auf einem solchen Nagelballen eine Dichte von etwa 80 Ausführungsgängen pro mm² bedeuten.

Die Drüsen der Volarhaut lassen sich nicht eindeutig dem ekkrinen oder apokrinen Typ zuordnen. Ihre sekretorischen Abschnitte sind lang und stark gewunden.

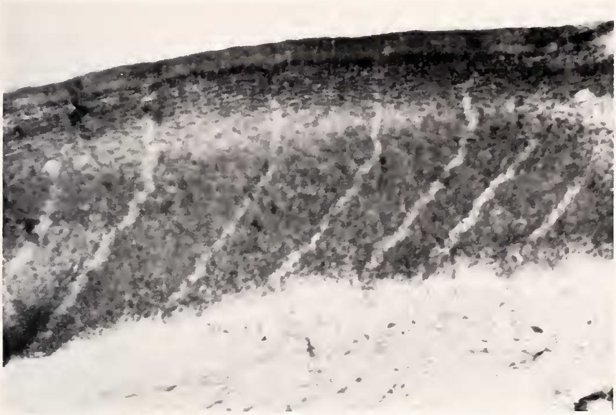


Abb. 14. Epidermis der Unterseite eines Nagelballens längs eines Epidermiskammes; 15 μ, HE-Färbung. Man erkennt die streng serial angeordneten Ausführungsgänge der Schweißdrüsen im Abstand von ca. 100 bis 140 μ

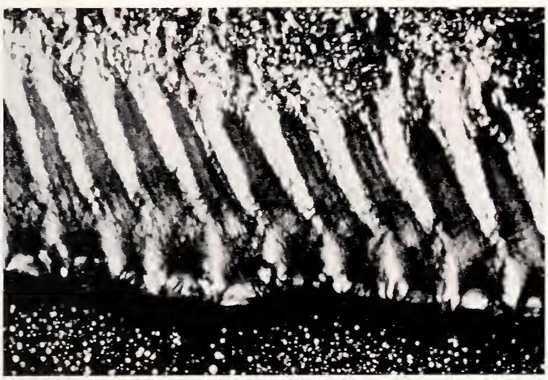


Abb. 15. Epidermis der Unterseite eines Nagelballens, 15 μ, quer. Polarisationsmikroskopisches Bild bei etwa 45° Analysatorstellung. Die Neigung der Epidermiskämme weist auf die Fingermitte. Man erkennt die hier schwarzen, anisotropen Kollagenstränge, die aus dem Corium zum Stratum basale der Epidermiskämme ziehen und diese anheften

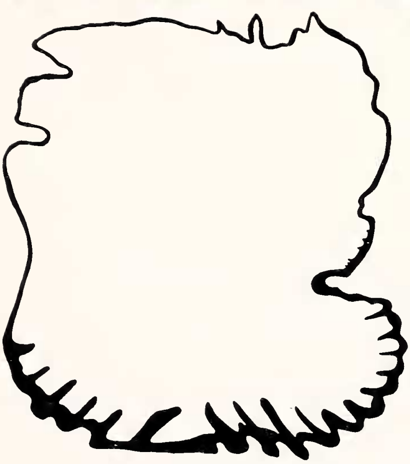


Abb. 16. Querschnitt durch einen 3. Finger in Höhe der Phalanx media. Die Schemazeichnung zeigt die Stärke der Haut und die auf die Fingermitte zuweisenden Haftkämme der Epidermis

Ihr Lumen ist recht weit; apokrine Abschnürungen der sezernierenden Zellen wurden nicht beobachtet. Die Ausführungsgänge haben in der gesamten Epidermis überhaupt keine Windungen. Diese verschiedenen Eigenschaften ergeben ein Mosaik von Merkmalen, die charakteristisch einmal für ekkrine, andernteils wieder für apokrine Sekretion sind.

Dorsal über dem kräftigen Schweißdrüsenpolster liegt in den Endballen der Strahlen beider Extremitätenpaare eine dicke Schicht straffen Bindegewebes. In Abb. 13 kann man erkennen, wie diese Bandmasse unter dem längs geschnittenen Fingernagel von der Phalanx distalis, übergangslos aus dem Periosteum entspringend, im Bogen nach vorn zieht zur Haut des Nagelballens. Sie übertrifft mit einer Stärke von maximal 0,35 mm sogar jene des Knochens und breitet sich, wie die Quer- und Längsschnitte aller Nagelballen zeigen, bis an den äußeren Rand des vorhin genannten Sulcus aus. Sie stellt das biegungselastische und zugfeste Gerüst aller dieser Ballen dar. Bemerkenswert ist dabei die Anordnung der Fasern und der Fibrozyten rechtwinklig zu den Papillarleisten: Abb. 13 zeigt die Bandmasse längs geschnitten, während die Coriumwälle, in die ihre Fasern einstrahlen (links oben), quer getroffen sind.

Auf der Dorsalseite und auf der Volarseite der Ballen kann man die feste Verankerung der Epidermis der Haftkämme erkennen (Abb. 15). Am besten gelingt dies unter dem Polarisationsmikroskop bei einer Analysatorstellung von ungefähr 45°, wobei sich die anisotrope, kollagene Substanz schwarz abbildet. Man sieht deutlich, wie kollagene Streifen breit am Stratum basale anheften.

Die Haut der Flexorenseite der Finger ergibt im Querschnitt ein den Nagelballen recht ähnliches Bild (Abb. 16). Die Haftkämme der Epidermis neigen auch hier der Fingermitte zu, und zwar in einem ähnlich großen Winkel von 50° bis 70°. Entgegen dem Nagelballen aber verlaufen die Papillarleisten auf der Oberfläche nicht parallel in axialer Richtung, sondern in einem distal geschlossenen „V". Hier liegen also in der Tiefe ähnliche, auf der Oberfläche der Haut aber verschiedene Verhältnisse vor (siehe Diskussion). Die gesamte Stärke der Epidermis auf der Beugerseite der Finger beträgt von der Tiefe der Kämme bis zur Höhe der Leisten zwischen 0,15 mm und 0,20 mm. Dies ist aber nur 60 % der Stärke, welche an den Nagelballen angetroffen wird. Wegen ihres Neigungswinkels zur Oberfläche messen die einzelnen Papillarleisten mit den zugehörigen Haftkämmen zwischen 0,14 mm und bis maximal 0,27 mm. Die Höhe der Coriumwälle weist Werte zwischen 0,07 mm und 0,14 mm auf. Demgegenüber beträgt die Tiefe des Oberflächenreliefs zwischen Leisten und Furchen zwischen 35 μ bis etwa 60 μ. Die Stärke der Epidermis in den Furchen befindet sich mit 40 μ bis 70 μ in krassem Gegensatz zur Dicke der papillarleistenfreien, dorsalen Haut der Finger mit um nur 15 μ oder 17 μ schwankenden Werten.

Diskussion

Die von Hill (1953) beschriebene, sich von den Hautschuppen der Reptilien ableitende Anordnung von Höckern und Haargruppen am Schwanz von *T. spectrum* wurde von Sprankel (1965) und Kiesel (1968) näher untersucht und eingehend diskutiert. Die beiden letztgenannten Autoren stellten eine zunehmende Reduktion dieser archaischen Elemente über *T. syrichta* (mit vornehmlich Zweier- und Dreiergruppen) zu *T. bancanus* fest, der zwar einzeln aber durchaus ebenso in Schrägzeilen stehende Haare am Schwanz aufweist. Burmeister (1846) und Woollard (1925) erwähnen die feine Behaarung der Hand- und Fingerrücken, zwischen denen sie aber nicht differenzieren, obwohl die beiden Gegenden der Hand ein unterschiedliches Bild liefern. Es ist festzuhalten, daß sich die von Hautschuppen herleitenden Höckerchen und Haargruppen am Schwanz von *T. bancanus* auch an der Haut der Finger und Zehen wiederfindet und hier ein ursprünglicheres Bild liefert als am Schwanz derselben Art.

Aufgrund des Materials von Biegert (1959) gibt Kiesel (1968) eine Dichte der Papillarleisten von *Tarsius* mit 55 Leisten pro cm und nach seinen eigenen Messun-

gen am Schwanz mit 100—130 Leisten pro cm an. Es wurde oben festgestellt, daß bei *T. bancanus* auf der Dorsalseite der Nagelballen genauso schmale Papillarleisten auftreten, nämlich 10—13 Leisten pro mm. Das erwähnte Maximum von 13 Leisten pro mm fanden wir lediglich auf einem weniger als 1 mm breiten Streifen auf der Oberseite des Nagelballens von Fingern und Zehen. Die Durchschnittswerte der Leistendichte auf Palma und Planta fielen aber mit etwas über 7 Leisten pro mm recht einheitlich aus. Der von Kiesel angegebene Wert stellt für *T. bancanus* aus Sarawak allenfalls ein unteres Extrem dar.

Zur Anordnung der Handballen bemerkt Burmeister (1846): „Es liegt nämlich ein großer ovaler Ballen unter dem Handtheile des Daumens, welcher beim Menschen wohl ‚Maus' genannt wird, und ihm gegenüber ein langgezogener 8-förmiger am Außenrande der Handfläche. Zwischen ihnen erscheinen unter der Wurzel des Mittelfingers und folgenden Fingers zwei sehr hohe runde Ballen." Hier scheint eine richtige mit einer falschen Aussage kombiniert zu sein: Burmeister gibt zwar richtigerweise vier Interdigitalballen an, sagt aber, daß die beiden mittleren Ballen sehr hoch seien und unter dem 3. und 4. Strahl lägen. Der Interdigitalballen III, welcher sich unter dem 4. Strahl befindet, ist aber — wie oben beschrieben — oft nicht als richtiger Ballen ausgebildet und eher rudimentär. Vermutlich hat daher Burmeister mit den beiden hohen Ballen versehentlich den I. und den II. gemeint.

Interessanterweise ist es wiederum Woollard (1925), der sich wörtlich Burmeister anschließt, indem auch er den Interdigitalballen IV und den Hypothenar als 8-förmig bezeichnet. Die einzige Struktur, welche größere Veranlassung bietet, eine „8" zu erkennen, ist die oft s-förmig geschwungene Verlaufsrichtung der Papillarleisten auf und um den Thenar und I. Interdigitalballen.

Eine kurze Diskussion verdient ferner die kollagene Platte in den Nagelballen. Die Endballen sind recht stark verletzungsgefährdet: wenn sie eingeklemmt oder gequetscht werden, können Zugkräfte auf den Ballen wirken; ein Tarsier, der seine Hand aus der Gefahrenzone zurückzieht, könnte sich einen Nagelballen ohne weiteres abreißen. Zugkräfte in apikaler Richtung bilden daneben eine Komponente der Scherkraft beim Klettern (Abb. 5). Gegen den Verlust der Nagelballen und ähnliche Verletzungen ist dieses bindegewebige Gerüst sicher sehr wirkungsvoll, da es außer der genannten Gerüstbildung jeden dorsalen Epidermiskamm fest an dem ebenfalls gut gesicherten Knochen anheftet. Ich möchte für dieses bisher nicht beschriebene Gebilde die Bezeichnung Aponeurosis apicalis vorschlagen. Es ist möglich, daß Day und Iliffe (1975) die Apikalneurose bei ihren makroskopischen Untersuchungen gesehen haben, ohne sie näher zu beschreiben. Vom distalen Ende der Musculi contrahentes schreiben sie: „. . . the two heads gain attachment to the fascial expansion over the distal phalanx." Sowohl in dem beigefügten Bild jedoch, als auch im weiteren Text bleiben ihre Aussagen mehrdeutig: „. . . their distal attachments are to the dorsal surfaces of the distal phalanges." Nach Vorlage der oben beschriebenen Befunde stellte Day (pers. Mitt.) fest, die Contrahens-Muskulatur müßte in der Aponeurosis apicalis ansetzen und demnach nur mittelbar auf den Knochen wirken.

Die oben erwähnte rechtwinklige Ausrichtung der Fibrozyten und der Kollagenfasern der Apikalaponeurose in bezug auf die Papillarleisten entspricht übrigens einem zu verallgemeinerndem System. Elsdale und Wasoff (1976) sprechen hier ganz generell von der „orthogonalen Transformation" und weisen darauf hin, daß der Index der Musterintensitäten (sie nennen ihn den „topological index") nicht geändert wird, sondern nach vollzogener „orthogonaler Transformation" den gleichen Wert beibehält.

Die Verteilung der Schweißdrüsen auf der Vorlarseite der Extremitäten und auf der Dorsalseite von Hand und Fuß lassen einen Zusammenhang zwischen den potentiell stark sezernierenden Schweißdrüsen an den Friktionsflächen und den durch sie

beeinflußten Reibungskoeffizienten der Haut einleuchtend erscheinen, was zumindest für den Bereich des Positions- und des Lokomotionsverhaltens Bedeutung hätte. An der Hand wäre sie auch zusammen mit dem Manipulierverhalten zu diskutieren. Montagna und Jeung (1962) berichten von ähnlichen Schweißdrüsen unter den leistentragenden Volarflächen bei *Galago crassicaudatus*. Die Anzahl der Ausführgänge der Schweißdrüsen liegt bei *T. bancanus* sehr hoch. Bei 10—11 Ausführungsgängen pro mm und einer Leistendichte von etwa 7—8 pro mm kommen so 70–90 Orte der Schweißsekretion auf einen Quadratmillimeter. Die funktionell völlig verschiedenen Verhältnisse beim Menschen lassen jedoch die Relation der Größenordnungen erkennen. An der Hand- und Fußfläche von *Homo* sind es 3—4 Schweißdrüsenausgänge pro Quadratmillimeter (Lullies und Trincker 1974). Dieses Verhältnis von durchschnittlich 1:23 demonstriert, welch feine Verteilung des Sekrets nötig ist und zeigt den hohen biologischen Wert der Schweißabscheidung bei diesem Primaten bezüglich der Adhäsion. Für die Beschaffenheit der Haut hinsichtlich ihrer Reibungseigenschaften sei noch das Harnwaschen einiger anderer Prosimier und Simier erwähnt (Andrew und Klopman 1975; Doyle 1974). Welche Bedeutung das Reiben der Füße in Harnmarken bei *T. bancanus* hat (Harisson 1962) ist ungeklärt; da es bislang hierfür noch keine neuen Indizien gibt, soll es an dieser Stelle nicht erneut diskutiert werden.

Die Muster der Papillarleisten von *T. bancanus* sind an den Ballen von Hand und Fuß tatsächlich recht unkompliziert, wie es Schlaginhaufen (1905), Midlo und Cummins (1943), Hill (1955) und Biegert (1959) anhand geringeren Materials berichteten. Abweichend von dieser generellen Feststellung verhält sich lediglich der Hypothenar der Hand (Abb. 7) mit wesentlich höherer P.I. Darüber hinaus fällt bei diesen Ergebnissen auf, daß die Musterausbildung mit der Einwirkung von Kräften auf die betreffende Haut zusammenhängt. Vorherrschende Druckkräfte scheinen mit höheren Musterintensitäten, allgemein ausgedrückt also mit zweidimensional runderen Bildern, in höherem Maße gekoppelt zu sein, als mit eher parallel geraden, also offenen Systemen.

Solche offenen Systeme aber finden sich sehr regelmäßig an Hautflächen von Ballen, die — zumindest relativ — höheren Scherkräften ausgesetzt sein müssen. Es tritt aber noch ein weiteres System auf, nämlich das von V-förmigen, profilartigen Mustern, was nahelegt, daß die Haut bei bestimmten, durch Kräfte hervorgerufenen Reizkonstellationen auf solche Reize hin im Verlauf der Generationen bestimmte Muster ausbildet. Die Ausbildung eines V-Profils betrifft sowohl die Vorder- als auch die Hinterextremität und auch den Schwanz, wodurch ein übergeordneter, allgemeinerer Mechanismus wahrscheinlich wird. Er würde bewirken, daß auf ähnliche Reize dieser Art auch ähnliche Muster resultieren. Welche Rolle hierbei der ontogenetische Einfluß spielt, ist leicht abzuschätzen, indem man bemerkt, daß die Papillarleistenmuster der normalerweise vorhandenen Ballen bei der Geburt völlig ausgebildet sind, während die maßgeblichen Kräfte im Zusammenhang mit der Funktion im Positions- und Lokomotionsverhalten dort erst wesentlich später auftreten.

Hill (1962) beschreibt V-förmige Muster von Papillarleisten an den Greifschwänzen von *Alouatta*, *Lagothrix* und *Ateles*. Starck (1974) ergänzt diese Liste durch Anführung von *Brachyteles* und gibt eine Abbildung der Leistenhaut an der Tast-Greiffläche des Schwanzes von *Alouatta seniculus*. Der Schwanz dieser Neuweltaffen wird als zusätzliches Halteorgan benutzt, indem sowohl starke scherende als auch Druckkräfte auf die Schwanzhaut einwirken. Beim Einsatz als hochempfindliches Tast- und Greiforgan (*Ateles* kann z. B. blind mit dem Schwanz Erdnüsse auflesen!) treten relativ verschwindend kleine Kräfte auf, die von geringerer Bedeutung für die Musterbildung sein dürften.

Die scherenden Kräfte des auf dem Schwanz sitzenden *Tarsius* wirken proximal,

jene der am Schwanze hängenden Neuweltaffen distal. Der durch die Leisten gebildete Winkel öffnet sich in beiden Fällen in Richtung der scherenden Kraft, die weder bei *Tarsius* noch bei den Greifschwanzaffen umkehrbar ist. Daraus ließe sich die These ableiten, daß sich V-förmige Leistenmuster ausbilden, wenn auf die Haut wirkende scherende Kräfte regelmäßig nur eine Richtung haben. Dieses Prinzip steht jedoch im Widerspruch zu den Verhältnissen an den Beugeseiten der Finger von *Tarsius*. Hier wirken Scherkräfte distal, während sich der Winkel proximal öffnet. *Callicebus, Aotes* und *Saimiri* haben nach Hill (1960) an den gleichen Stellen der Finger ähnliche, gleich gerichtete Muster wie *Tarsius;* bei den letztgenannten Gattungen sind die dort auf die Haut einwirkenden Kräft jedoch bisher noch nicht untersucht worden.

Nun sagt Biegert (1959): „Der Vergleich der Musterintensitäten der Ballen der Palma und Planta bei *Galago* und *Tarsius* zeigt uns, . . ., daß kein engerer Zusammenhang zur phylogenetischen Entwicklung der Fortbewegungsweise und der Entwicklung der übrigen Strukturen der Chiridia besteht." Er begründet dies unter anderem mit den unterschiedlichen Intensitäten der Papillarleistenmuster, die bei den Galagidae im Durchschnitt den Verhältnissen bei *Tupaia* unter allen Familien der Halbaffen am nächsten kommen. Dies steht — in Übereinstimmung mit Biegert — in krassem Gegensatz zu den Beobachtungen bei *Tarsius* mit seinen durchschnittlich äußerst niedrigen P.I. Seit der Arbeit von Biegert haben wir aber über das Verhalten von Galagos und Tarsier neue, genauere Kenntnisse; mit diesem Wissen bemerkt man sofort den hier wichtigen, eklatanten Unterschied. Die Galagiden (— vielleicht mit der Ausnahme von *G. alleni* —) sitzen in Ruhe eben nicht oder zumindest nur selten an senkrechten Stämmen. Neben der Lokomotion, von der Biegert spricht, kann das Positionsverhalten aber von maßgeblicher Bedeutung innerhalb der phylogenetischen Ausbildung von Papillarleistenmustern sein (vgl. in anderem Bezug: Morbeck, im Druck; Rose, im Druck). Ferner kann man sehen, daß zumindest *G. crassicaudatus* und *G. demidovii* in ihrem natürlichen Biotop im Geäst leben, und daß sie sich dort zu einem erheblichen Prozentsatz quadruped fortbewegen, obwohl sie natürlich springen können und zweifellos eine starke Spezialisation dafür besitzen. Wenn man diesen Tieren ein der Natur entsprechendes Substrat, also Geäst mit vielen schrägen Zweigen, bietet, dann ziehen sie in einer Vielzahl der Fälle die quadrupede Fortbewegungsweise dem bipeden Sprung vor.

T. bancanus hingegen lebt in einem Habitat, in dem er zumeist springen muß, um horizontale Distanzen zu überwinden. Hat diese Tierart die Wahl, so zieht sie die biped springende Lokomotion mit über 95 % Wahrscheinlichkeit vor. Genauere Angaben zu den Beziehungen zwischen dem Springverhalten und der anatomischen kausalen Korrelaten geben Preuschoft et al. (im Druck). In der Phylogenese erfolgt die Selektion nicht an der Struktur, sondern an ihrer Funktion: es wird ein Funktionsdefizit ausgemerzt und nicht eine Form. Dies bedeutet, daß es eine funktionsunabhängige Phylogenese von Merkmalen, wie Biegert sie in diesem Fall vermutet, ganz allgemein nicht gibt. Die einzige Ausnahme wäre, daß das morphologische Substrat keine Funktion habe.

Nun sagt Ax (1976) bei der Diskussion von Entscheidungsprozessen der phylogenetischen Systematik: „Es gibt . . . eine Fülle von Merkmalen ohne Beziehung zu einem bestimmten Milieu; Merkmale, die als Nebenprodukte pleiotroper Genmanifestation offenbar keiner unmittelbaren selektiven Kontrolle unterliegen." Der von ihm aus seinen Überlegungen gezogene Schluß, daß die „Lesrichtung" phylogenetischer Transformationsreihen auch ohne die Kenntnis des adaptiven Wertes möglich sei, ist sicher richtig. Logisch notwendig ist aber auch die Einschränkung im Titel seiner Arbeit, wo er von „Merkmalen ohne erkennbaren Anpassungswert" spricht. Bei den Mustern der Papillarleisten haben wir aber gesehen, daß eine Funktions-

losigkeit der Muster zumindest bei *Tarsius* nicht gegeben ist. Da die Stammesgeschichte der Papillarleisten und ihrer Muster sich aber nur an ihrer Funktion orientieren kann, sind auftretende Kräfte und Faktoren der Haft- und Gleitreibung die ersten zu berücksichtigenden Parameter der Selektion.

Damit zusammenhängend müssen wir den Verlauf der Hauptrichtungen der Muster diskutieren. Bei den Hautarealen mit den relativ größten Anteilen von scherenden Kräften, nämlich den Nagelballen und den distalen Ballen von Hand und Fuß, kamen die häufigsten streng parallelen Anordnungen der Papillarleisten in Richtung der tangentialen Vektoren vor. Dies entspricht übrigens der Ausrichtung von kollagenen Fasern auf Zugkräfte außerhalb des mechanisch durch die Haut beeinflußten Bereiches (Ligamente, Faszien u. a.), während zum Beispiel bei der Aponeurosis apicalis, bei der wir ja auch die Belastung durch Zugkräfte konstatiert haben, die Fibrozyten und Fasern in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Elsdale und Wasoff (1976), senkrecht zu den Papillarleisten, also in Richtung der Kräfte verlaufen.

Im Gegensatz dazu erzeugt Druck auf einen Hautballen Kräftevektoren, die radial vom Zentrum der kreisähnlichen Berührungsfläche fortweisen. Die hier häufiger in runden Mustern verlaufenden Papillarleisten würden also in diesem Falle senkrecht zur auftretenden Kraft verlaufen, die Fibrozyten der Haut konsequenterweise wieder senkrecht zu den Leisten also in Richtung der Kraft. Betrachtet man ähnlich radial wirkende Kräfte im Körper in vergleichbaren Situationen außerhalb des Einflußbereiches der Haut (z. B. in den Disci intervertebrales), dann stehen die Kräftevektoren natürlich ebenfalls radial; die Fibrozyten und Kollagenfasern ordnen sich aber im Gegensatz zu den Verhältnissen bei der Haut senkrecht zu ihnen, nämlich konzentrisch an. Dies ist wiederum ähnlich den Papillarleistenmustern bei Kompressionseinwirkung. Hier jedoch stehen die Fibrozyten ebenfalls senkrecht auf den Papillarleisten, also radial gerichtet. Es wäre demnach zu klären, welches Wirkungsgefüge hinter dem beschriebenen Verhalten der Ausrichtung in Beziehung zur Differentiation steckt.

Eine andere Frage zur Biomechanik war die nach der Verankerung der Epidermis im Corium. Es fällt auf, daß die in Abb. 10 gezeigte, durch seitliche Scherkräfte hervorgerufene Verformung des Ballens die belasteten Papillarleisten und Epidermiskämme etwa senkrecht zur berührenden Oberfläche stellt, und daß auf diese Weise eine optimale Verankerung der Oberhautstrukturen für solche Beanspruchungen erreicht wird. Für die in Richtung der Finger wirkenden Scherkräfte, zum Beispiel beim Klettern (vgl. Abb. 5) scheint diese Form der Einbettung in das Corium nicht von Nachteil zu sein. Später im Text hatten wir festgestellt, daß die hier vorgefundene Art der Anheftung der Epidermis gleich ist wie an proximaleren Fingerabschnitten, obwohl dort andere Papillarleistenmuster anzutreffen sind, nämlich in dem oben beschriebenen V-förmigen Profil. Es besteht also bei beiden Hautarealen ein gemeinsames Verankerungsprinzip, das verdeutlicht, in welch hohem Maße sich die Strukturen und die durch sie geleistete Funktion bis in solche Feinheiten hinein entsprechen. Gleichzeitig entsprechen sich auch die Ausrichtungen der Coriumwälle zur Hautoberfläche und die Papillarleistenmuster. Dies bietet einen weiteren Hinweis dafür, daß die Musterbildungen Ausdruck einer Funktion sind und auch phylogenetisch so betrachtet werden müssen. Das hier analysierte phylogenetische System könnte im Prinzip zumindest für alle Primaten und damit auch für den Menschen zutreffen.

Die enge Verzahnung der Anatomie eines Tieres mit dem Verhalten einerseits und der ökologischen Einnischung andererseits läßt sich also bis in Einzelheiten der Hautstruktur hinein verfolgen. Bei *Tarsius* hat Niemitz (1977 u. im Druck) an verschiedenen anderen Maßen nicht nur der Extremitäten verschiedene Regelhaftigkeit dieser gegenseitigen Abhängigkeit durch Vergleiche der drei rezenten Arten festgestellt:

1. Die Selektion wirkt — durch die ethologische und ökologische Funktion — auf das absolute Maß (z. B. längeres Bein bei der stärker an springende Fortbewegung adaptierten Art).
2. Die Selektion wirkt auf die Variabilität (z. B. kleinere relative Standardabweichungen der Hinterextremitätenmaße bei der stärker für das Springen spezialisierten Art).
3. Die Selektion wirkt — zum Teil hierdurch — auf die Proportionen innerhalb von Funktionseinheiten (z. B. beim größeren Spezialisten bessere Korrelation zwischen den Maßen der Hinterextremität als Funktionseinheit für die springende Fortbewegung; schlechtere Korrelationen bei der nicht so stark spezialisierten Art).
4. Die Selektion wirkt auf die Relation von Proportionen (z. B. gute Korrelate zwischen Oberarmlänge und Unterarmlänge, ebenso gute Korrelate zwischen Oberschenkel- und Unterschenkellänge, gleichzeitig schlechtere Korrelate zwischen funktionell weniger verknüpften Maßen derselben Tiere, beispielsweise Oberarm und Fußwurzel).
5. Die Selektion wirkt auf das absolute Maß auch bei sich ändernder Funktion der anatomischen Struktur (z. B.: die Hand des neugeborenen *Tarsius* hat die Funktion, das Jungtier im Fell der Mutter festzuhalten. Anatomisch äußert sich das im großen pränatalen Wachstum der Finger und früher Verknöcherung der Carpalia und Metacarpalia (Niemitz und Sprankel 1974). Erst viel später fangen die Tiere mit ihren Händen Beute: postnatal verlangsamen die Finger ihr Wachstum. Economischerweise (vgl. die Überlegungen zum „Ballast" bei Preuschoft, im Druck) wachsen die kurz nach der Geburt kaum benutzten Hinterextremitäten *prae partum* langsamer. Für die springende Fortbewegung müssen sie sich aber rapide entwickeln und wachsen danach wesentlich schneller als andere Körperteile).
6. Die Selektion wirkt auf die Proportionen, auch bei sich ändernder Funktion der anatomischen Struktur (die unter 4 genannten und andere Beispiele wurden bei heranwachsenden Tarsiern studiert).

Inwieweit diese für die Gattung *Tarsius* getroffenen Feststellungen im Tierreich oder zumindest bei den Primaten allgemeingültig sind, wird besonders im Hinblick auf die menschliche Stammesgeschichte verstärkt untersucht (z. B. Morbeck und Preuschoft, im Druck).

Bei der Durchsicht und Diskussion der vorhandenen Literatur über Papillarleistenmuster haben wir rein deskriptive Arbeiten gefunden, so zum Beispiel die detaillierten, präzisen Berichte von Brehme (1968, 1975). Daneben gibt es drei weitere, in dem hier dargestellten Problemkreis wichtige Aspekte. Zum einen wird die Funktion der Haut beschrieben, ohne daß die Haut selbst näherer Untersuchung unterzogen wird. So beschreibt Bishop (1962) den Einsatz der Hand u. a. in Lokomotion und Manipulation bei niederen Primaten. Er geht auch darauf ein, welche Hautareale das Substrat berühren, beschreibt aber nicht die Haut selbst. Zum anderen gibt es den genetischen Ansatz (z. B. de Wilde 1960, 1967), oftmals mit erheblichem rechnerischen Aufwand (Knussmann 1967; de Wilde 1975). Zum Teil hiermit verquickt, aber auch ohne genetische Betrachtungsweisen, finden sich drittens pathologische Arbeiten, von denen hier nur Hirsch (1967), Alter (1967), Wertelecki et al. (1973) und Brehme und Schröter (1967) stellvertretend zitiert sein mögen.

Alle vier Annäherungen an das Problem der Stammesgeschichte der Papillarleistenmuster (Anatomie, Ethologie, Genetik, Pathologie) liefern wertvolle Beiträge. Bisher fehlen jedoch weitgehend Studien, die sich mit der Funktion der Muster von Papillarleisten befassen und mit ihrer über die mechanischen Eigenschaften wirkenden Selektion.

Danksagung

Bei Herrn Prof. Dr. H. Sprankel (Neurologisches Zentrum der Universität Gießen) bedanke ich mich für die Überlassung seiner histologischen Präparate und seines Fotomikroskops. Frau Dipl.-Bio. G. Klauer sei Dank für einige der Fotos, Frau I. Schröder für Nahaufnahmen und Reproduktionen. Ich bedanke mich bei Herrn Prof. Dr. H.-J. Kuhn (Anatomisches Institut der Universität Göttingen) herzlich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes, Herrn E. v. Bischoffshausen für die zeichnerischen Arbeiten und Frau H. Somnitz für die Reinschrift des Textes. Die Sammlung des Materials erfolgte auf einer von der Deutschen Forschungsgemeinschaft finanzierten Expedition (Az. Sp 28/6—10), wofür ich mich ebenfalls bedanke.

Zusammenfassung

Einleitend werden die Richtungen und die relativen Größen der auf die Hand und den Fuß von *Tarsius bancanus* wirkenden Kräfte besprochen. Hierbei werden die verschiedenen Vektoren analysiert, die im Positions- und im Lokomotionsverhalten auf die Haut wirken. Die äußere Anatomie der Volarhaut der Palma und Planta wird beschrieben. In diesem Zusammenhang werden untersucht: die Größe der Auflagefläche des Ballens, seine Musterintensität und die hauptsächliche Verlaufsrichtung der Papillarleisten, die Musterbildung auf der Beugeseite der Finger und der Nagelballen. Ferner werden die Musterintensitäten rechter und linker Hände und Füße verglichen. Es wird darauf hingewiesen, daß jene Hautpartien, die eher Scherenkräften mit einer dominierenden Richtung unterworfen sind, mehr dazu neigen, V-förmige Profile oder gerade, offene Felder in Richtung der Kraft auszubilden. Hautgebiete, auf die relativ mehr kompressive Kräfte wirken, weisen eher rundere, komplexere Formen auf. Bei den histologischen Untersuchungen werden die Verankerungen der Epidermis im Corium beschrieben und mechanisch interpretiert. Das Relief der Papillarleisten, die Dichte der Leisten pro mm und der Besatz an Schweißdrüsen wird untersucht. In den Nagelballen wird eine kräftige, sehnige Masse gefunden, die an der Phalanx distalis entspringt und die gesamte dorsale Haut des Nagelballens am Knochen fixiert; diese Struktur wird Aponeurosis apicalis genannt. Aus den Befunden wird gefolgert, daß die Muster der Papillarleisten bei *Tarsius bancanus* einer recht scharf definierbaren Funktion entsprechen. Da die Übereinstimmung von Form und Funktion nur über die Selektion erreicht werden kann, wird die Phylogenese der Papillarleistenmuster, des Reliefs, des Profils und der Verankerung der Epidermis im Corium bei *T. bancanus* abhängig sein vor allem vom Positions- und Lokomotionsverhalten. Es wird diskutiert, ob hier ein allgemeines Prinzip der Stammesgeschichte von Papillarleistenmustern vorliegt.

Summary

Functional anatomy of the papillary ridges and their patterns in Tarsius bancanus borneanus Horsfield, 1821

The direction and size of the vectors, which exert forces onto the various parts of the palmar and plantar skin, are examined in *T. bancanus*. Those forces, which exert effects onto the skin in positional and locomotor behaviour are analysed. The outward anatomy of the volar skin of palma and plantar is described. In this context the following items have been studied: the size of the area of each pad touching the substrate, the pattern intensity P.I. of its dermatoglyphics, the pattern of the flexor aspects of the fingers and of the pads at the tips of the fingers and toes. Moreover the P.I. of the pads at the right and left hand sides are described. Those areas, which are submitted to shearing forces, tend to develop V-shaped profiles or parallel ridges in the direction of the force, whereas areas, which are exposed more to compressive forces, tend to show rather round and more complex patterns.

In the histological part of the study the ways of attachment of the epidermis in the corium are described and interpreted mechanically. The relief of the papillary ridges, the density of ridges per mm and the endowment with sweat gland are studied. In the digital pads a massive collagenous matter was found attaching the whole dorsal skin of the pad to the bone of the distal phalanx; we call this structur the Aponeurosis apicalis. It is concluded from the findings described that the patterns of the papillary ridges in *T. bancanus* correspond to a rather precisely describable function. The phylogeny of the patterns of the dermatoglyphics, their relief, the profiles and the attachment of the epidermis to the corium are mainly dependent on the positional and locomotor behaviour, since this correspondence of form and function can only be achieved by means of selection. It is discussed, wether these findings represent a general principle of the phylogeny of dermatoglyphics.

Literatur

Alter, M. (1967): Dermatoglyphics in Phenylketonuria. Humangenetik **4**, 23—28.

Ax, P. (1976): Entscheidungsprozesse der phylogenetischen Systematik bei Merkmalen ohne erkennbaren Anpassungswert. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1976, 227. Stuttgart.

Andrew, R. J.; Klopman, R. B. (1974): Urine-washing: comparative notes. In: Prosimian biology. Ed. by Martin, R. D.; Doyle, G. A.; Walker, A. C. 303—312. London.

Biegert, J. (1959): Die Ballen, Leisten, Furchen und Nägel von Hand und Fuß der Halbaffen. Z. Morph. Anthrop. **49**, 316—409.

Bishop, A. (1962): Control of the hand in lower primates. Ann. N.Y. Acad. Sci. **102**, 316—337.

Brehme, H. (1967): Über das Hautleistensystem der Palma und Planta von sechs Arten der asiatischen Schlankaffen *(Presbytis)*. Z. Morph. Anthrop. **59**, 109—145.

— (1968): Zur Variabilität des Hautleistensystems der Meerkatzen *(Cercopithecus)* und der Husarenaffen *(Erythrocebus patas)*. Folia primat. **9**, 41—67.

— (1975): Epidermal patterns of the hand and feet of the Pygmy Chimpanzee *(Pan paniscus)*. Am. J. Phys. Anthrop. **42**, 255—262.

Brehme, H.; Schröter, R. (1967): Hautleistenbefunde von 15 Patienten mit Russel-Silver-Syndrom. Humangenetik **5**, 28—35.

Burmeister, H. (1846): Beiträge zur näheren Kenntnis der Gattung *Tarsius*. Berlin.

Day, M. H.; Iliffe, S. R. (1975): The contrahens muscle layer in *Tarsius*. Folia primat. **24**, 241—249.

Doyle, G. A. (1974): Behavior of prosimians. In: Behavior of nonhuman primates. Ed. by Schrier, A. M.; Stollnitz, F. Vol. 5. New York.

Duckworth, W. H. L. (1915): Morphology and anthropology. 2. Aufl. Cambridge.

Elsdale, T.; Wasoff, F. (1976): Fibroblast cultures and dermatoglyphics: The topology of two planar patterns. Wilhelm Roux's Archives Develop. Biol. **180**, 121—147.

Harrisson, B. (1962): Getting to know about *Tarsius*. Malay. Nat. J. **16**, 197—204.

Hill, W. C. O. (1953): Caudal cutaneous specialisations in *Tarsius*. Proc. Zool. Soc. Lond. **123**, 17—26.

— (1955): Primates. Vol. 2: Haplorhini, Tarsoidea. Edinburgh.

— (1960): Primates. Vol. 4: Cebidae, Part A. Edinburgh.

— (1962): Primates. Vol. 5: Cebidae, Part B. Edinburgh.

Hirsch, W. (Hrsg.) (1967): Hautleisten und Krankheiten. Berlin.

Kiesel, U. (1968): Vergleichend-morphologische und histologische Untersuchungen am Integument des Schwanzes von *Tarsius syrichta* (L., 1758) und *Tarsius bancanus* Horsfield 1821. Folia primat. **9**, 182—215.

Klauer, G. (1976): Zum Bau und zur Innervation des Nasenspiegels von *Tupaia glis* (Diard 1820). Dipl.-Arb., Justus-Liebig-Univ., Gießen.

Knussmann, R. (1967): Interkorrelationen im Hautleistensystem des Menschen und ihre faktorenanalytische Auswertung. Humangenetik **4**, 221—243.

Lullies, H.; Trincker, D. (1974): Taschenbuch der Physiologie. Bd. I: Vegetative Physiologie. Stuttgart.

Midlo, C.; Cummins, H. (1943): Palmar und plantar dermatoglyphics in primates. Amer. Anat. Mus. **20**, 1—198.

Montagna, W.; Jeung, S. Y. (1962): The skin of primates. VII The skin of the Great Bushbaby *(Galago crassicaudatus)*. Am. J. Phys. Anthrop. **20**, 149—166.

Morbeck, M. E.: Forelimb use and positional adaptation in *Colobus quereza:* Integration of behavioral, ecological and anatomical data. In: Proceedings of the Wenner Green Symposium No. 71 in Burg Wartenstein. Ed. by Morbeck, M. E.; Preuschoft, H. New York (im Druck).

Niemitz, C. (1974): A contribution to the postnatal behavioural development of *Tarsius bancanus* Horsfield 1821, studied in two cases. Folia primat. **21**, 250—276.

— (1976): Results of a field study on the Western Tarsier *(Tarsius bancanus)*. Sarawak Mus. J. (im Druck).

— (1977 a): Outline on the behavior of *Tarsius bancanus*. In: The study of prosimian behavior. Ed. by Doyle, G. A.; Martin, R. D., New York (im Druck).

— (1977 b): Zur Funktionsmorphologie und Biometrie der Gattung *Tarsius* Storr, 1780. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg (im Druck).

— Relationship between anatomy, ecology and behavior. A model developed in the genus *Tarsius*, with thoughts about phylogenetic mechanims and adaptive interactions. In: Proceedings of the Wenner Gren Symposium No. 71 in Burg Wartenstein. Ed. by Morbeck, M. E.; Preuschoft, H. New York (im Druck).

Niemitz, C.; Niemitz, I. (1973): *Tarsius bancanus*. Tarsiidae, Prosimii: Lokomotion eines Jungtieres. Schwarz-weiß-Film, 16 mm, stumm, 9 min (unpubl.).

Niemitz, C.; Sprankel, H. (1974): Frühe postnatale Ossifikation bei *Tarsius bancanus* Horsfield (1821) (Primates) und ihr Bezug zur Nestflüchter-Nesthocker-Hypothese. Z. Morph. Tiere **79**, 155—163.

Preuschoft, H.: Motor behavior and shape of the locomotor apparatus. In: Proceedings of the Wenner Gren Symposium No. 71 in Burg Wartenstein. Ed. by Morbeck, M. E.; Preuschoft, H. New York (im Druck).

Preuschoft, H.; Fritz, M.; Niemitz, C.: Motor behavior and shape of the locomotor apparatus. New aspects and data. In: Proceedings of the Wenner Gren Symposium No. 71 in Burg Wartenstein. Ed. by Morbeck, M. E.; Preuschoft, H. New York (im Druck).

Rose, M. D.: Positional behavior of natural populations: Some quantitative results of a field study of *Colobus guereza* and *Cercopithecus aethiops*. In: Proceedings of the Wenner Gren Symposium No. 71 in Burg Wartenstein. Ed. by Morbeck, M. E.; Preuschoft, H. New York (im Druck).

Schlaginhaufen, O. (1905): Das Hautleistensystem der Primatenplanta unter Mitberücksichtigung der Palma. Gegenbaurs Morph. Jb. **34**, 577—671.

Simon, E. (1951): Das Ineinandergreifen von Oberhaut und Lederhaut am Nasenspiegel bei verschiedenen Tieren. Z. Anat. Entwickl.-Gesch., **116**, 52—66.

Sprankel, H. (1965): Untersuchungen an *Tarsius*. I. Morphologie des Schwanzes nebst ethologischen Bemerkungen. Folia primat. **3**, 153—188.

Starck, D. (1974): Die Stellung der Hominiden im Rahmen der Säugetiere. In: Die Evolution der Organismen. Bd. III. 3. Aufl., 1—131. Hrsg. von Heberer, G. Stuttgart.

Wertelecki, W.; Plato, C. C.; Frumeni, J. F.; Niswander, J. D. (1973): Dermatoglyphics in leukemia. Pediat. Res. 7, 620—626.

Wilde, A. G. de (1960): Über die Beziehungen zwischen Blutgruppen und Fingerbeerenmustern. Z. Morph. Anthrop. **51**, 89—102.

— (1967): Analyse der hypothetischen Polygenie des Hautleistensystems. In: Hautleisten und Krankheiten. Hrsg. von Hirsch, W. Berlin.

— (1975): Allgemeine biologische Gesetzmäßigkeiten in der Fingerbeerenmusterverteilung. Verh. Ges. Anthrop. Humangenetik. Stuttgart.

Woollard, H. H. (1925): The anatomy of *Tarsius spectrum*. Proc. Zool. Soc. Lond. **70**, 1071—1184.

Anschrift des Verfassers: Dr. Carsten Niemitz, Anatomisches Institut der Universität, Kreuzbergring 36, D-3400 Göttingen